АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Л. А. ОРБЕЛИ

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ



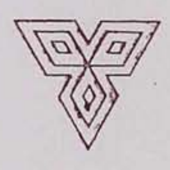

АКАДЕМИИ
НАУК
СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Л. А. ОРБЕЛИ

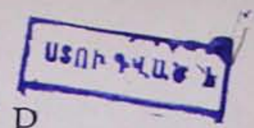
ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

В ПЯТИ ТОМАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · ЛЕНИНГРАД
1962

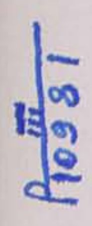
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

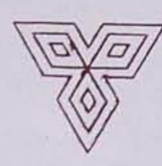


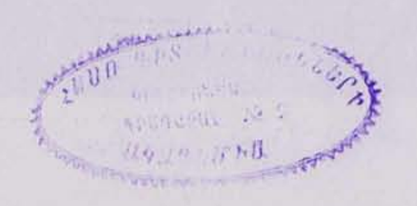
Л. А. ОРБЕЛИ

ТОМ ВТОРОЙ

АДАПТАЦИОННО-ТРОФИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



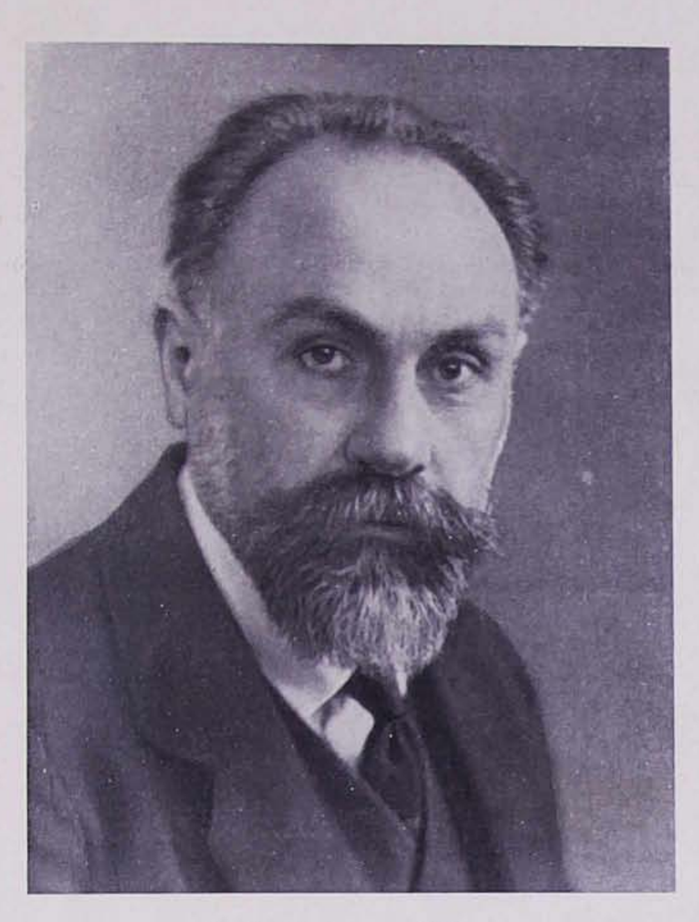




ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · ЛЕНИНГРАД
1962

Редакторы тома:

А. К. ВОСКРЕСЕНСКАЯ и М. Г. ЗАКС



Л. А. Орбели. 1925 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Второй том «Избранных трудов» Леона Абгаровича Орбели посвящен его работам по симпатической нервной системе и мозжечку. Работы академика Орбели по симпатической нервной системе, высоко оцененные в свое время И. П. Павловым как «решающие почти столетнюю загадку о так называемой трофической иннервации», явились, без преувеличения, новым словом в учении о функциях симпатической нервной системы. Базирующееся на большом фактическом материале, полученном в лабораториях Л. А. Орбели, учение об адаптационно-трофическом значении в организме симпатической нервной системы, распространяющей свое влияние на все органы и возбудимые ткани, включая рецепторы и все отделы центральной нервной системы — от спинного мозга до коры больших полушарий, — утвердило, как нетрудно видеть, совершенно новый, оригинальный взгляд на функции этой системы.

Принципиально новый взгляд был сформулирован Л. А. Орбели и на значение мозжечка в организме как универсального регулятора не только анимальных, но и вегетативных функций, ближайшего пособника коры больших полушарий в переработке координационных отношений и в управлении всей остальной нервной системой. К подобному взгляду на функции мозжечка, не упоминая работ Л. А. Орбели, пришли много позже и некоторые иностранные исследователи (Sneider и др.).

Необходимо подчеркнуть, что Л. А. Орбели и его сотрудниками была установлена возможность получения всех симпатических эффектов не только при воздействиях на периферические отделы симпатической нервной системы, но и на центральные образования ее в промежуточном мозгу, было установлено наличие функциональных кольцевых зависимостей между периферическими отделами симпатической нервной системы и центральными ее образованиями, между последними, мозжечком и корой больших полушарий мозга.

Необходимость такого подчеркивания диктуется тем, что роль подкорковых образований, связи их с мозжечком и корой больших полушарий являются предметом усиленного внимания физиологов за последние 15 лет. При этом имеются в виду исследования по ретикулярной формации промежуточного и среднего мозга, учение о неспецифическом возбуждающем и тормозящем влиянии её на выше и ниже лежащие отделы центральной нервной системы, о наличии в ней адренэргического субстрата, одно из проявлений раздражения которого состоит в возбуждении симпато-адреналовой системы, о связях ретикулярной формации с мозжечком и корой больших полушарий мозга. Нет необходимости приводить здесь подробную характеристику учения о роли ретикулярной формации, сопоставлять его с учением об адаптационно-трофической роли в организме симпатической нервной системы. Читатель, внимательно ознакомившийся с содержанием настоящего тома, должен будет согласиться с тем, что учение Л. А. Орбели об адаптационно-трофической роли в организме симпатической нервной системы во многом предвосхитило учение о функциях ретикулярной формации.

Хотя основные работы Л. А. Орбели по эволюционной физиологии представлены в I томе «Избранных трудов», нужно иметь в виду, что и

в исследованиях по адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы, а также по мозжечку нашел свое полное отражение эволюционный подход, который характерен для всего научного творчества Л. А. Орбели. Именно этот эволюционный подход и сделал возможным создание учения об адаптационно-трофической функции нервной системы.

Обобщение экспериментального материала по симпатической нервной системе и мозжечку было сделано Л. А. Орбели в «Лекциях по физиологии нервной системы», вышедших первым изданием в 1933 г. «Лекции» вызвали большой интерес среди физиологов и медиков и на протяжении пяти лет выдержали три издания. Последнее, третье издание «Лекций» (1938 г.), которое воспроизводится в настоящем томе, было удостоено в 1941 г. Государственной премии СССР. Леон Абгарович намеревался дополнить и переработать их к новому изданию. К сожалению, военные события, а затем болезнь в последние годы жизни помешали ему выполнить это намерение. Третье издание «Лекций» быстро разошлось, и книга эта уже давно стала библиографической редкостью. Это обстоятельство, в связи с трудностями отыскания отдельных статей в различных журналах, обусловило, по-видимому, то, что учение Л. А. Орбели об адаптационно-трофическом значении симпатической нервной системы и о мозжечке оказалось мало известным не только за рубежом, но и молодому поколению советских исследователей и отчасти позабыто более пожилыми физиологами.

Кроме «Лекций», в состав этого тома включены и все важнейшие работы Л. А. Орбели, связанные с вопросами адаптационно-трофической функции нервной системы и с функцией мозжечка. В их число вошли статьи, опубликованные в отечественных журналах, многие из которых практически недоступны читателям и стали библиографической редкостью. Сюда же отнесены и ранние работы Л. А. Орбели, выполненные совместно с зарубежными учеными (Langley, Lapique), которые публикуются в переводе. Значение этих работ особенно велико потому, что в них отражено формирование интереса Л. А. Орбели к проблеме адаптации и нервной трофики.

По тем же мотивам в этот том «Трудов» включена и работа Л. А. Орбели в соавторстве с Баркрофтом, посвященная вопросу о влиянии молочной кислоты на кислородсвязующие свойства гемоглобина. Хотя эта работа как будто бы не имеет прямого отношения к основному содержанию тома, но она теснейшим образом связана с проблемой механизмов адаптации тканевых систем и также отражает предысторию учения Л. А. Орбели об адаптационно-трофической функции. И не случайно, что эта работа выполнялась в то же время, что и исследования Л. А. Орбели в соавторстве с Ленгли. С этих работ и начинается том.

В настоящий том включены также и некоторые неопубликованные ранее работы Л. А. Орбели, которые печатаются по стенограммам докладов и лекций, просмотренным в свое время автором. При подготовке к печати этих работ редакторы руководствовались пометками Л. А. Орбели и внесли в текст лишь минимально необходимую правку.

Публикуемые материалы расположены в томе в основном по хронологическому признаку.

Опубликование настоящего тома «Трудов» несомненно окажет большую помощь в разрешении той проблемы, которая волнует всех физиологов — о роли подкорковых образований головного мозга в целостной функции нервной системы.

Проф. *А. В. Тонких.*

СТАТЬИ, ДОКЛАДЫ



НАБЛЮДЕНИЯ НАД СИМПАТИЧЕСКОЙ И САКРАЛЬНОЙ АВТОНОМНОЙ СИСТЕМАМИ ЛЯГУШКИ[1]

СОДЕРЖАНИЕ

Большое количество исследований посвящено иннервации органов и тканей лягушки, содержащих гладкую мускулатуру.

Общий обзор этих исследований показывает, что в основном их результаты совпадают с данными, полученными на птицах и млекопитающих; но в некоторых отношениях имеются и различия, заставляющие предположить, что план строения автономной системы у высших и низших позвоночных может быть различным. Весьма желательно выяснить, в какой степени последнее предположение обосновано фактами.

В данной работе мы рассматриваем симпатическую и сакральную автономную иннервацию многих органов с целью определения степени соответствия ее с аналогичными органами у млекопитающих.

АНАТОМИЯ

Материалом исследования почти всегда были английские лягушки — Rana temporaria.[2] При нумерации нервов мы следовали общепринятым правилам и называли подъязычный нерв 1-м спинальным нервом. В «Анатомии лягушки» Экера-Видерсгейма (изд. Гауппа) подъязычный нерв называется 2-м спинальным нервом, но у лягушки нет спинального

[1] В соавторстве с Дж. Н. Ленгли (J. N. Langley). Journ. of Physiol., v. 41, № 5, 1910, p. 450. (*Ред.*).

[2] А также R. arvalis, реже R. fusca.

нерва, который располагался бы кпереди от подъязычного, и его наличие лишь предполагают для целей сравнительной анатомии.

У млекопитающих вариации мест выхода автономных нервов идут параллельно с соответствующими вариациями выхода соматических нервов. Надо думать, что то же должно быть и у лягушки. Известно, что у лягушки спинальная иннервация различных областей тела имеет значительные индивидуальные вариации. Мы должны были ожидать, что и автономная иннервация у отдельных индивидуумов одного и того же вида обнаружит значительные вариации. В настоящей работе для нас не представляли существенного интереса соотношения вариаций автономной и соматической систем в верхнем отделе последней. Более важными с этой точки зрения были для нас нижние спинальные нервы. В связи с этим в большинстве случаев мы после определения автономной иннервации иссекали plexus lumbo-sacralis и отмечали относительные размеры многих его составных частей.

Мы различаем три основные анатомические вариации люмбо-сакрального и ишио-кокцигеального сплетений;[3] они зависят главным образом от места выхода ректо-везикальных нервов, но они связаны также и с различиями в относительных размерах 7-го—10-го спинальных нервов.

Так как n. recto-vesicalis соответствует n. erigens млекопитающих, который обычно называют n. pelvico-visceralis или n. pelvicus, мы далее будем называть n. recto-vesicalis также n. pelvicus (тазовым нервом).

Существующие три типа разновидностей сплетений могут быть охарактеризованы следующим образом (рис. 1; см. также рис. 3 и 4).

1. «Передний» тип (Ant.). 7-й нерв такой же величины, как 9-й. 8-й нерв заметно больше, чем 9-й. 10-й нерв маленький и не дает ветвей к люмбо-сакральному сплетению. Тазовый нерв выходит из седалищного или из 9-го нерва; в первом случае чаще всего небольшое дальнейшее рассечение показывает его происхождение из 9-го нерва.

2. «Срединный» тип (Med.). 7-й нерв заметно меньше 9-го. 8-й нерв одной величины с 9-м, но они могут быть то меньше, то больше. 10-й нерв посылает ветвь к люмбо-сакральному сплетению. Тазовый нерв выходит из 9-го нерва, но получает волокна и из 10-го, непосредственно или через сплетение. Иногда кажется, что он выходит с поверхности седалищного нерва, но в этих случаях 9-й нерв просто прилегает к 8-му и легко может быть от него отделен.

Можно различить две формы срединного типа: а) когда 10-й нерв меньше, чем 6-й, и б) когда 10-й нерв равен 6-му или больше его, но меньше 7-го нерва.

3. «Задний» тип (Post.). 9-й нерв заметно больше 8-го, 10-й нерв равен 7-му или больше его. (В двух случаях он был вдвое больше 7-го). Тазовый нерв происходит только из 10-го.

Волоконца от седалищно-копчикового сплетения обычно более многочисленны, чем это показано на схеме, и дают много мелких вариаций в случаях, когда сплетение переднее. Нередко из седалищного нерва выходит ветвь намного ниже тазового нерва; ее периферическое распределение на схеме не показано. Как при переднем, так и при срединном сплетении срамные ветви не всегда отходят от тазового нерва; для упрощения такая ветвь показана только для срединного сплетения. В противоположность этому для заднего типа сплетения пунктирной линией обозначен нервный стволик, который встречается, если 9-й нерв оказывает лишь незначительный эффект на мочевой пузырь; эта форма представляет сближение срединного и заднего сплетений.

---

[3] Относительно частоты встречаемости вариаций этих сплетений мы сошлемся на цитированную выше «Анатомию лягушки».

Эти три типа сплетений охватывают все встречавшиеся нам многочисленные вариации.

Если основываться на данной классификации, смещение мест выхода спинальных нервов вверх или вниз отражается на каждой из четырех описанных форм, но не всегда. Особенно это касается 7-го и 8-го нервов, с одной стороны, и 9-го и 10-го — с другой.

В седалищно-копчиковом сплетении, кроме тазового нерва, идущего к пузырю и прямой кишке, имеются маленькие нервные стволики, которые направляются к мышце, сжимающей клоаку, и к наружному сфинктеру заднего прохода; можно назвать их срамными нервами (nn. pudendi), так как они во многом соответствуют аналогичным нервам млекопитающих.

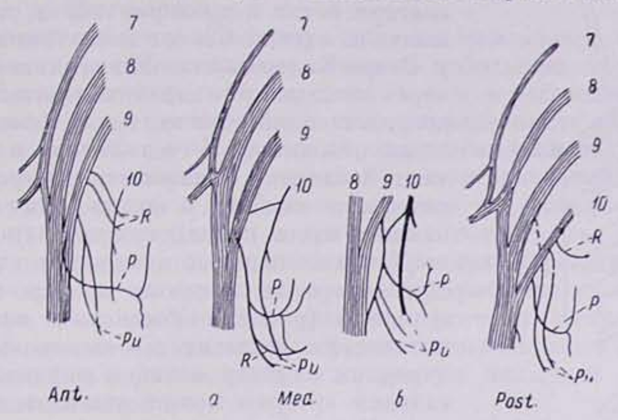


Рис. 1. Схема «переднего» (*Ant.*), «срединного» (*Med.*) и «заднего» (*Post.*) типов пояснично-крестцового и седалищно-копчикового сплетений лягушки.

P — тазовый нерв; *Pu* — срамные нервы; *R* — ректальные нервы (или ректо-везикальный нерв). *7—10* — спинальные нервы. *а* и *б* — два вида «срединного» типа сплетения.

Кроме них, нередко можно видеть и отдельные нервики, направляющиеся к прямой кишке; возможно, что они имеются всегда, но мы не обращали на них внимания. Во всех этих нервах наблюдаются многочисленные мелкие вариации. Так, например, тазовый нерв в месте своего выхода может состоять не из одного стволика, а из двух или трех. Срамные нервы слагаются, как правило, из двух или из трех стволиков, исходящих из пояснично-крестцового сплетения, или же частью из сплетения и частью из 10-го нерва (в случаях, когда сплетение переднее), выше места отхождения тазового нерва; однако в некоторых случаях срамной нерв происходит прямо из тазового нерва — это мы отмечали в сплетениях переднего или срединного типа.

Прямые ректальные ветви варьируют в числе и расположении. Насколько нам удалось заметить, один или два тонких стволика обычно отходят выше места выхода срамных нервов и направляются к прямой кишке и к части семепровода и яйцевода, расположенной на том же уровне; несколько более тонких волокон, по-видимому, проходят от срамных нервов также к нижнему отделу прямой кишки. Таким образом, здесь мы имеем известное отличие от млекопитающих, у которых сакральные волокна для прямой кишки проходят только в тазовом нерве.

Мы не уделяли особого внимания вариациям в плечевом сплетении, но во многих случаях оно формировалось за счет 2-го и 3-го нервов

(ветвь 3-го варьирует в размерах), и только в одном или в двух случаях оно получало ветвь от 1-го спинального нерва.

Связь спинальных нервов (книзу от 5-го) с симпатикусом обычно осуществляется двумя или более rami, но в редких случаях любой из этих нервов может иметь только одну связующую ветвь (ramus). (Количество и расположение соединительных ветвей сильно варьирует у различных лягушек). В случае, когда речь будет идти о перерезках rami, мы условно будем обозначать множественные ветви данного нерва как единый ramus. 5-й ганглий чаще всего расположен немного ниже уровня отхождения a. intestinalis communis (рис. 2). Мы не отметили ни одного случая отхождения от 6-го симпатического ганглия ветви к чревному нерву, как это показано на рис. 62 в «Анатомии лягушки» у Экера-Видерсгейма. Главная ветвь чревного нерва отходит или от 4-го ганглия или в непосредственной близости от него, меньшая ветвь отходит от 5-го ганглия; в редких случаях последняя поднимается в составе симпатического ствола, и тогда она может быть найдена путем препаровки под лупой.

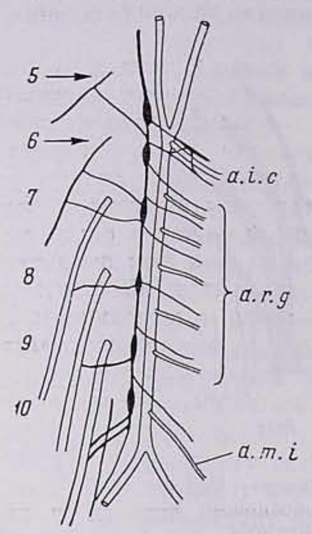


Рис. 2. Схема брюшного симпатикуса лягушки.

a. i. c — общая кишечная артерия; *a. r. g* — рено-генитальные артерии; *a. m. i* — нижнебрыжеечная артерия; *5—10* — rami communicantes.

Тонкие нервные стволики проходят от симпатической цепочки к рено-генитальным артериям (рис. 2). Обычно они покидают симпатическую цепочку с 5-го по 8-й ганглий; в редких случаях ветвь к верхней рено-генитальной артерии может отходить от 4-го ганглия. Каждый стволик состоит по преимуществу из безмякотных волокон, но содержит и от 1 до 4 миелинизированных волокон (2—5 μ в диаметре); пройдя короткое расстояние, он входит в адвентицию артерии. Иногда по ходу нервного стволика обнаруживаются небольшие группы клеток.

Нервный стволик, идущий к нижней брыжеечной артерии, обычно настолько мал, что трудно перерезать его с достаточной уверенностью. Под микроскопом его можно видеть отходящим от 9-го ганглия или немного выше; он может содержать группу из 3—6 нервных клеток. Возможно, что эти нервные клетки представляют зачаток нижнебрыжеечного ганглия (g. mesentericum inferior) высших позвоночных.

8-й и 9-й симпатические ганглии нередко продолжаются один в другой. 10-й ганглий может сливаться с 9-м, в случаях сплетения переднего типа. При сплетении, относящемся к заднему типу, наблюдаются два или три маленьких узелка, расположенных ниже 9-го ганглия, от которых отходят волокна к 10-му, а иногда и к 9-му нерву.

В сплетениях переднего типа почти весь симпатикус ниже 9-го ганглия направляется в 9-й нерв, образуя его главную и единственную ветвь. Если сплетение заднего типа, то rami 9-го нерва отходят по сторонам от 9-го ганглия, а симпатический ствол идет к 10-му нерву, вступая в него как его ramus.

Строение симпатической системы Rana esculenta сходно с R. temporaria, а большая длина ее и размеры соединительных ветвей (rami) облегчают эксперимент. Но у использовавшихся нами особей биение сердца прекращалось скорее, чем у R. temporaria. Люмбо-сакральное сплетение

R. esculenta обычно относится к переднему или срединному типу R. temporaria — у 18 обследованных нами особей мы не обнаружили ни одного случая «заднего» сплетения.

Симпатическая система жабы (Bufo variabilis) меньше, чем у лягушки, подходит для экспериментов, так как ее rami communicantes слишком коротки для изолированного раздражения и ганглии симпатической цепочки лежат на спинальных нервах. Однако чревный нерв жабы более плотный и легче изолируется, чем у лягушки. Люмбо-сакральное сплетение жабы отличается от лягушечьего тем, что нервные волокна более концентрированы в 8-м и 9-м нервах; вариации в относительном числе волокон в этих нервах меньше связаны с вариациями в числе волокон в 7-м и 10-м нервах.

Весь толстый кишечник лягушки обычно называется ректум, и на этом основании он сопоставляется лишь с небольшой частью толстого кишечника млекопитающих. У лягушки, как и у млекопитающих, толстый кишечник делят на три части по распределению в нем артерий. Первая часть — от $^3/_4$ до $^4/_5$ длины отрезка, лежащего выше клоаки, — снабжается кровью из верхней (передней) мезентериальной артерии; вторая часть — над клоакой — снабжается кровью из нижней (задней) мезентериальной артерии. Клоака и небольшая область над ней получают кровоснабжение из средней и задней геморроидальных артерий. Участки, снабжаемые кровью из смежных артерий, перекрываются. Иннервация этих участков, как мы увидим, различна, поэтому удобнее дать этим участкам различные названия. Мы будем называть их верхний отдел, нижний отдел и ректум; ректум включает клоаку и небольшой участок выше нее.

МЕТОДИКА

Главным затруднением в исследовании автономной системы у лягушки являются короткие нервы, наличие «спонтанных» сокращений в гладких мышцах и тот факт, что раздражение вызывает ритмические сокращения, которые долго не прекращаются.

Для раздражения употребляли прерывистый ток от индукционного аппарата Дю Буа Реймона. Начинали обычно с применения тока такой силы, при которой он еще не ощущается на кончике языка; если эффекта не было, сила тока увеличивалась, принимались меры для того, чтобы размыкание тока не сказывалось на окружающих тканях. Перед раздражением удалялся избыток жидкости, связывающий нерв с окружающими тканями. Интервалы между последовательными раздражениями варьировали в отдельных случаях от одной до нескольких минут. Когда общая иннервация была определена, в последующих экспериментах нервы, дающие слабый эффект, раздражались первыми.

Почти все наши наблюдения были сделаны под линзой. В некоторых случаях наблюдаемый участок обнажался в полости тела, а когда он не был под наблюдением, он закрывался комочком ваты, смоченной рингеровским раствором. В других случаях лягушка помещалась в рингеровский раствор в чашку с полого скошенной стенкой с одной стороны; нервы находились над самым уровнем жидкости, а внутренности распределялись в ней.

У лягушки преганглионарные волокна оставались возбудимыми в течение некоторого времени после прекращения кровообращения, и большинство фактов, описанных в этой статье, можно было легко наблюдать после полного разрушения всей центральной нервной системы. Но в отсутствие кровообращения возбудимость падала, и после сокращения вос-

становление возбудимости происходило все медленнее и медленнее. Поэтому постепенно требовалась все бо́льшая сила тока, чтобы вызвать эффект, и приходилось все больше удлинять интервал между раздражениями.

Разрушение центральной нервной системы в большинстве случаев не полностью останавливало кровообращение во внутренних органах. Если на стенку тела накладывалась серия лигатур, стенка тела перерезалась между ними и все сосуды по пути нервов перевязывались, чтобы избежать потери крови, тогда сохранялась слабая циркуляция, и это очень облегчало длительные наблюдения.

Слабость или прекращение кровообращения зависело, конечно, от расширения артерий, вследствие чего в сердце поступало мало крови или она совсем не поступала. Введением канюли в абдоминальную вену и пропусканием через нее около $^3/_4$ см^3 рингеровского раствора недостаток крови в сердце исключался и кровообращение улучшалось. При пользовании этим методом сначала необходимо произвести все перерезки, все сосуды по возможности должны быть перевязаны, 15—20 мин. спустя можно ввести в вену рингеровский раствор под низким давлением, и эту операцию при необходимости можно повторить через некоторый промежуток времени.

Кровообращение сохраняется лучше, если разрушен только мозг. В этом случае после разрушения мозга лягушка должна быть крепко приколота или ей нужно дать небольшую дозу кураре. Если какая-то часть центральной нервной системы сохранена, нужно иметь в виду возможность сосудистых и висцеральных рефлексов.

Тонус кровеносных сосудов зависит главным образом от целости продолговатого мозга. При удалении головного мозга с сохранением продолговатого мы анестезировали лягушку 1.5 см^3 эфира в воде и отрезали оптические доли и передний мозг или только один последний.

СИМПАТИЧЕСКАЯ ИННЕРВАЦИЯ РАДУЖНОЙ ОБОЛОЧКИ И ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Радужная оболочка

Будге (Budge, 1855), используя метод, недавно введенный Клодом Бернаром, пытался определить природу нервов, идущих к радужной оболочке, путем наблюдения эффектов, следующих за их перерезкой. Он пришел к заключению, что расширяющие зрачок волокна проходят из спинного мозга в составе передних корешков 1-го, 2-го и 3-го нервов. Некоторое сужение зрачка было вызвано перерезкой задних корешков, но, учитывая его непостоянную природу, он отнес это за счет раздражения афферентных волокон.

К. Шипилова (1886) применила тот же метод. Она сделала заключение из своих материалов, что расширяющие зрачок волокна почти всегда присутствуют в 1-м нерве, реже — во 2-м и только в небольшом числе, но всегда — в 3-м. Кроме того, она считала, что небольшое число расширяющих зрачок волокон присутствует в 4-м, 5-м и 6-м нервах и, возможно, также в 7-м. Она установила, что волокна во всех случаях проходят по передним корешкам.

Гаскелл в том же году испытывал метод стимуляции (Gaskell, 1886). Он получил расширение зрачка при раздражении симпатического ствола ниже 3-го ганглия и пришел к заключению, что расширяющие волокна возникают из 4-го спинального нерва.

Эффекты перерезки нервов более открыты для критики, чем влияния раздражений, так как, с одной стороны, отсутствие эффекта может происходить от того, что число перерезанных волокон мало, и, с другой стороны, эффект, если он появляется, может зависеть от афферентных волокон — от выключения волокон, идущих к спинальным центрам, или от раздражения волокон, идущих к цилиарному центру. Но у жабы в опытах с дегенерацией (изложение которых мы дадим позднее) мы нашли заметное сужение зрачка на той стороне, на которой корешки 2-го нерва были перерезаны (два случая); в то же время никакой разницы в размере зрачка не обнаруживалось после перерезки на одной стороне корешков 1-го спинального нерва (четыре случая).

Когда раздражались 1-й, 2-й и 3-й нервы, мы брали или нервные корешки, или ствол сразу после выхода из позвоночника; для 1-го и 3-го нервов мы обычно использовали последнее. Когда раздражался 4-й нерв, мы брали или ствол сразу по выходе из позвоночника, или ramus нерва.

Мы нашли, что 2-й и 3-й нервы всегда содержат расширяющие зрачок волокна. Эффекты с них могли быть получены при раздражении очень слабым током и в условиях, когда существенное влияние размыкания тока на симпатическую цепочку исключено.

Никакого эффекта не было получено при раздражении слабым током 1-го нерва. При раздражении сильным током расширение зрачка иногда наблюдалось, но мы относили это к петлям тока на симпатикус, который в своей верхней части содержит волокна, идущие из 2-го и 3-го нервов.

При раздражении 4-го нерва мы также не получили никакого эффекта даже в случае применения сильного тока. Вопрос о присутствии расширяющих зрачок волокон в нервах, начиная от 4-го и дальше вниз, мог быть разрешен при раздражении симпатического ствола сразу над 4-м ганглием. В этих опытах мы не обнаружили никакого эффекта на зрачок.

Мы пришли к заключению, что в общем расширяющие зрачок волокна относятся ко 2-му и 3-му нервам. Возможно, однако, что при более заднем распределении нервов 4-й нерв также может содержать некоторое количество волокон, идущих к зрачку. Мы не считаем вероятным, что расширяющие зрачок волокна из 2-го нерва когда-нибудь перемещаются в 1-й. Передние корешки 2-го нерва иногда собираются в два пучка, иногда в три. При раздельном раздражении этих пучков мы обнаружили расширение зрачка при раздражении нижнего пучка и никогда — при раздражении верхнего; в этом случае, конечно, должен применяться только слабый ток.

Относительное влияние 2-го и 3-го нервов варьирует в различных случаях. Обычно 2-й нерв дает больший эффект, но иногда и 3-й, иногда нет большой разницы в их эффективности. Вероятно, более точное исследование показало бы, что эти вариации связаны с размерами ветки, посылаемой 3-м нервом к плечевому сплетению.

Сердце

Гаскелл (Gaskell, 1884) нашел, что раздражение симпатикуса немного ниже места, где он соединяется с вагусом, вызывает заметное ускорение и усиление биений. В следующем году он продолжил наблюдения (Gaskell a. Gadow, 1885) и обнаружил эффект на сердце при раздражении симпатикуса между 2-м и 3-м ганглиями, но никогда не получал его при раздражении между 3-м и 4-м ганглиями. Гаскелл (Gaskell, 1886) заключил, что ускоряющие волокна берут начало из 3-го нерва.

1-й, 2-й и 3-й ганглии так тесно связаны друг с другом, что нет никакой уверенности в изолированном возбуждении их. Нам удалось это осуществить способом, уже описанным для нервов радужной оболочки. Во всех наших экспериментах нервы, которые вызывали учащение сердцебиений, увеличивали и силу сокращений сердца; в действительности же увеличение силы удара часто было наиболее очевидной особенностью. В ходе дальнейшего изложения понятие «ускорение» будет также подразумевать и усиление сокращений.

2-й и 3-й нервы постоянно вызывали учащение, но почти во всех случаях эффект с 3-го нерва был отчетливо больше, чем со 2-го; иногда не наблюдалось никаких различий при раздражении употреблявшейся силой тока.

Раздражение 1-го нерва слабым и умеренным током не оказывало эффекта. При применении сильных токов иногда наблюдалось учащение, но мы думаем, что оно было вызвано петлями тока на симпатический нерв.

4-й нерв и симпатический, над 4-м ганглием, нередко вызывали ускорение (приблизительно в трети всех опытов), но эффект был всегда меньше, чем при раздражении 3-го нерва, и обычно меньше эффекта, вызываемого 2-м нервом. Мы ни в одном случае не получили ускорения при стимуляции ramus 5-го нерва или симпатического нерва ниже 5-го ганглия.

На основании наших результатов мы приходим к заключению, что 3-й нерв является основным ускоряющим нервом, 2-й нерв всегда несет ускоряющие волокна и что иногда они имеются и в 4-м нерве. Центр осцилляций, по-видимому, находится в верхней части 3-го спинального сегмента, и мы можем заключить, что при более переднем расположении нервов количество волокон во 2-м нерве возрастает; при заднем расположении нервов нервные волокна спускаются в 4-й нерв.

Гаскелл показал, что симпатические ускоряющие волокна подходят к сердцу в составе блуждающего нерва, но, насколько нам известно, никаких экспериментов, которые показали бы, что этот путь является единственным, нет. Мы выполнили восемь опытов, стимулируя 3-й нерв до и после перерезки вагусов. В семи случаях 3-й нерв не оказывал никакого влияния после перерезки блуждающего нерва. В одном случае, однако, сохранилось ускоряющее действие; вагус же содержал, как обычно, угнетающие волокна.

Мы могли заметить, что состояние сердца сильно влияет на степень ускорения. Если сокращения быстрые и сильные и кровообращение хорошее, то даже 3-й нерв оказывает лишь слабый эффект на сердце. В этом случае для обнаружения эффекта недостаточная циркуляция имеет преимущество. С другой стороны, кровообращение должно иметь место, так как иначе по ходу опыта снижается возбудимость и сила стимулов должна увеличиваться.

Пищевод, желудок, тонкий кишечник и верхний отдел толстой кишки

а) Вазомоторные нервы

Пфлюгер (Pflüger, 1855) впервые наблюдал, что стимуляция спинного мозга вызывает сокращение брыжеечных артерий. Уотерс (Waters, 1885) описал последовательный ряд спинальных нервов — от 3-го до 7-го, которые снабжают сосудодвигательными волокнами последовательно все отделы пищеварительного тракта, лишь незначительно пере-

крывая друг друга. Это распределение отличается от того, которое обнаружено у млекопитающих. У млекопитающих любая часть пищеварительного тракта между пищеводом и нисходящим отделом толстой кишки получает вазомоторные волокна от большого числа нервов. Следует, однако, помнить, что общее число нервов у лягушек невелико и что широкое перекрывание при периферическом распределении могло возникнуть в ходе развития высших позвоночных. Одним из нас (Langley, 1903a, 1903b) было высказано предположение, что у млекопитающих, внутренние органы которых снабжаются кровью из общей артерии, эти органы иннервируются одной и той же группой нервов и что последовательные разветвления брюшной аорты иннервируются последовательно расположенными, но сильно переплетенными нервами. У лягушек a. intestinalis communis снабжает нижнюю часть пищевода, желудок, тонкий кишечник и бо́льшую часть толстого кишечника. Согласно Уотерсу, 3-й спинальный нерв вызывает сокращение сосудов только пищевода. Если бы 3-й нерв оказывал также сосудодвигательный эффект на толстый кишечник, то общее положение Уотерса о сегментарном распределении, очевидно, потерпело бы неудачу. Соответственно с этим мы прежде всего изучили влияние на толстый кишечник раздражения симпатического нерва ниже 3-го ганглия. Результат был стойким и резким. Малые артерии совершенно исчезали из виду, и устанавливалась заметная бледность. Эти вазомоторные нервы почти не утомляются, так что эффект мог быть воспроизведен многократно. Наблюдениям способствовало то обстоятельство, что у спинальных лягушек эта часть кишечника обычно неподвижна и раздражение симпатикуса хотя и может вызвать сокращения, часто не сопровождается ими. Мы обращаем внимание на этот специальный опыт, так как он представляет мало затруднений и существен для решения общего вопроса. Стимуляция вызывает также сужение сосудов тонкого кишечника, желудка и, как описано Уотерсом, пищевода (нижняя часть). При раздражении симпатикуса в тонком кишечнике спонтанные сокращения возникают чаще, чем в толстом кишечнике, так что активное сужение сосудов здесь труднее наблюдать, однако в существовании этого явления нет никаких сомнений. Пищевод и желудок имеют сильно выраженную тенденцию к спонтанным сокращениям, и в ответ на стимуляцию симпатического нерва они сокращаются более регулярно, чем кишечник, и потому здесь труднее наблюдать сокращения сосудов без сокращения стенки органа. Сокращения сосудов обычно можно видеть, если симпатический нерв раздражается во время расслабления желудка или пищевода, когда возбудимость мускулатуры органа снижена.

Артерии брыжейки не реагируют так отчетливо, как мелкие артерии стенки кишечника, но на свежеприготовленных, хорошо возбудимых препаратах они полностью закрываются. Мы не видели смыкания стенок артериальных стволов (a. coeliaca, a. mesenterica super., a. intestinalis communis) после раздражения симпатического нерва, но некоторая степень сокращения наблюдалась и в них; это можно лучше видеть при высоком кровяном давлении и отчетливой пульсации.

Мы стимулировали также корешки 2-го и 3-го нервов, ramus 4-го, ствол и ramus 5-го нерва и нашли, что каждый из них вызывает сужение сосудов во всей области распределения a. intestinalis communis в брыжейке и пищеварительном канале. С 3-го и 4-го нервов[4] достигается больший эффект, чем с 2-го и 5-го.

[4] В двух случаях мы нашли, что 3-й нерв оказывает более сильный эффект, чем 4-й нерв, на кровеносные сосуды, но меньшее влияние на стенку кишечника. Это,

Мы редко находили какой-либо эффект с 6-го нерва, только в одном или двух первых опытах наблюдалось слабое сужение сосудов; по всей вероятности, это были случаи крайне выраженного переднего типа расположения нервов, хотя специально мы этого не изучали.

Необходимо отметить, что пока препараты свежие, стимуляция любого из вышеупомянутых нервов вызывает сужение сосудов во всей области; этот эффект прекращается через некоторое время, и сокращение сосудов становится неодинаковым в различных частях кишечника. При одном раздражении эффект может отсутствовать или быть очень слабым в одном из участков, при другом раздражении — в другом. Это указывает на начало утомления и наступает раньше при недостаточном кровообращении.

Так как все мелкие артерии в брыжейке, которые берут начало из a. intestinalis communis, сжимаются при раздражении 2-го—5-го спинальных нервов, то совершенно очевидно, что ветви этих брыжеечных артерий в печени, поджелудочной железе и селезенке получают вазомоторные волокна от тех же самых нервов. Мы не исследовали этого в деталях, но мы видели сужение сосудов в поджелудочной железе при стимуляции 3-го и 4-го нервов и сокращение селезеночной артерии, и побледнение селезенки при стимуляции симпатического нерва ниже 2-го, 3-го и 4-го ганглиев и стимуляции ramus 5-го нерва.

б) Висцеромоторные нервы

Уотерс отмечал неоднократно сокращение или перистальтику в тех областях кишечника, в которых он наблюдал вазомоторные эффекты. Штейнах и Винер (Steinach u. Wiener, 1895) описали сокращение или перистальтику, которая встречается при стимуляции задних, но не передних корешков от 2-го до 6-го нервов. Их общая схема иннервации во многом подобна схеме Уотерса, но перекрывание иннервируемых областей последовательными нервами гораздо больше; они считают, что каждая часть кишечника иннервируется двумя нервами. Диксон (Dixon, 1902) применил графическую регистрацию сокращений желудка и нашел, что обычно стимуляция 3-го, 4-го и 5-го нервов вне спинномозгового канала вызывает серию сокращений и возрастание тонуса, причем 4-й нерв оказывает наибольший эффект, а 5-й обычно больший эффект, чем 3-й.

Наблюдения над движениями пищеварительного тракта более трудны, чем наблюдения над сокращениями его кровеносных сосудов. Когда имеются сильные спонтанные сокращения, — они обычно сильнее в пищеводе и желудке, чем в кишечнике, — то желательно подождать, пока они прекратятся или станут слабее. Так как стимул обычно вызывает ряд сокращений, то желательно, чтобы интервал между двумя раздражениями был 5 минут или более. Не следует рассматривать сокращение как результат нервного стимула, если оно не будет значительно сильнее, чем предшествующее спонтанное сокращение, или если оно не воспроизведено несколько раз в до того покоящейся ткани; мы должны заметить, что полная неподвижность едва ли встречалась в начале наших опытов.

Мы нашли, что 2-й, 3-й, 4-й и 5-й нервы вызывают сокращения во всей области кишечника, которая снабжается кровью из a. intestinalis communis, т. е. висцеромоторные нервы имеют то же самое происхождение, что и вазомоторные.

возможно, объясняется неучтенными условиями опытов, так как мало вероятно, что вазомоторные и висцеромоторные волокна имеют разное происхождение.

Как уже упоминалось, Уотерс приписывал 6-му нерву эффект сужения сосудов, а Штейнах и Винер — влияние на перистальтику нижней части тонкого кишечника. Мы видели эффекты от раздражения 6-го нерва только в двух случаях из приблизительно 20 опытов, и они тогда охватывали всю область распространения a. intestinalis communis. Наличие или отсутствие эффекта несомненно зависит от типа распределения нервов, но на основании наших опытов можно сказать, что у R. temporaria 6-й нерв редко посылает волокна к чревному нерву, и, как мы говорили выше, мы никогда не выявляли таких волокон с помощью препаровки.

Мы не уделяли много внимания сопоставлению относительной силы эффектов, вызванных различными нервами, но в большинстве случаев было очевидно, что 4-й нерв наиболее эффективен. Это согласуется с результатами Диксона на желудке. Соотношение силы эффектов 3-го и 5-го нервов, по-видимому, изменчиво. Обычно 3-й, но иногда 5-й, является более сильным. 2-й нерв в немногих опытах, в которых он сравнивался с 5-м, давал меньший эффект.

Сокращение, как указывали Штейнах и Винер, обычно проявляется в виде кольца, медленно распространяющегося на короткое расстояние вверх или вниз по кишке. Перистальтика или антиперистальтика в общем более экстенсивна в желудке, чем в кишечнике. Редко раздражение одного из нервов вызывает одновременное сокращение всей области от пищевода до толстого кишечника включительно. Как правило, сокращение наблюдается в одной или нескольких областях, меняющихся при последовательных раздражениях; но чем более раздражим препарат и чем больше интервал между раздражениями, тем шире область сокращения. Такой же эффект наблюдается и при раздражении чревного нерва (опыт легче воспроизводился на жабе, чем на лягушке).

Таким образом, изменение области, в которой возникает сокращение, вызывается различием в раздражимости разных участков кишки. Различная раздражимость, во всяком случае отчасти, объясняется тем, что спонтанные сокращения оставляют после себя рефракторный период и что они возникают то в одном, то в другом месте. В общем сокращение пищевода и желудка можно наблюдать чаще и оно является более сильным, чем сокращение тонкого кишечника.

Первое сокращение, вызванное раздражением симпатикуса, часто сопровождается периодом покоя, который убедительно свидетельствует о наличии тормозящих нервных волокон. Однако специально этого вопроса мы не исследовали.

Мы проделали несколько опытов для выяснения, проходят ли вазомоторные и висцеромоторные волокна другим путем, кроме чревного нерва.

Перерезая симпатический ствол выше 5-го ганглия и раздражая головной конец, мы получали сокращение кровеносных сосудов и стенки пищевода, но не отмечали этих явлений в желудке. Это соответствует результатам, полученным Боттаци (Bottazzi, 1899) и Диксоном (Dixon, 1902). Боттаци наблюдал сокращение пищевода жабы при раздражении симпатикуса несколько ниже ганглия блуждающего нерва; Диксон не нашел никакого симпатического эффекта на желудок, кроме эффекта через чревный нерв.

Нижний отдел толстой кишки

Задняя кишка снабжается вазомоторными и висцеромоторными волокнами от 6-го и 7-го нервов. Почти во всех наших опытах 7-й нерв давал больший эффект, в некоторых — эффект обоих нервов как будто был

равным. Область влияния нервов перекрывалась областью, снабжавшейся кровью из верхней геморроидальной артерии, ответвляющейся от передней мезентериальной артерии.

Мы уделяли больше внимания вазомоторному эффекту, нежели висцеромоторному, так как первый можно видеть на мелких мезентериальных артериях, которые (все) обнаруживают слабое или не дают никакого спонтанного сокращения и на которые только незначительно действуют спонтанные сокращения толстой кишки. В благоприятных случаях видно сокращение самой нижней мезентериальной артерии. Обычно на повторное раздражение получается только вазомоторный эффект, и тогда можно видеть, что наибольшее артериальное сокращение возникает в стенках кишки и снижается по направлению к стволу нижней мезентериальной артерии.

Висцеромоторный эффект наблюдается на обоих слоях верхней толстой кишки, хотя циркулярное сокращение обычно более отчетливо: оно сопровождается антиперистальтикой, часто почти достигающей тонкого кишечника.

Нервные волокна покидают симпатикус в области от 8-го до 9-го ганглия, что может быть показано раздражением 6-го и 7-го нервов после перерезки симпатического ствола.

Органы размножения. Почка и жировое тело

Эффектами раздражения симпатикуса, которые мы наблюдали, были сокращение сосудов семенников, яичников, яйцевода и их брыжейки, жирового тела, почек и сокращение самих яичников. Мы раздражали спинальные нервы вне спинного мозга или их rami communicantes.

3-й нерв оказывает действие на верхнюю рено-генитальную артерию, вызывая побледнение жирового тела и верхней части рено-генитального аппарата. Мы не определяли, как далеко распространяется это действие, но мы не отметили никакого эффекта на область, снабжаемую двумя нижними рено-генитальными артериями.

4-й, 5-й и 6-й нервы оказывают действие на все области, снабжаемые рено-генитальными артериями, 5-й и 6-й дают больший эффект, чем 4-й. Иногда 4-й нерв оказывает большой эффект на верхние артерии, а 6-й — на нижние артерии.

7-й нерв действует на семенники, яичники и почки, но мы не отметили никакого эффекта на жировое тело. Он оказывает больший эффект на нижние, чем на верхние артерии.

Нервные волокна покидают симпатикус четырьмя или пятью маленькими веточками, которые идут к артериям.

Симпатическую иннервацию мочевого пузыря и прямой кишки удобнее описать вместе с их иннервацией от сакрально-автономной системы.

СИМПАТИЧЕСКАЯ И САКРАЛЬНАЯ АВТОНОМНАЯ ИННЕРВАЦИЯ МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ И ПРЯМОЙ КИШКИ

Уотерс (Waters, 1885) описал 8-й нерв как оказывающий непостоянный эффект на мочевой пузырь, но вызывающий время от времени сокращение его сосудов.

Гаскелл (Gaskell, 1886) нашел, что 7-й нерв вызывает сокращение кругового мышечного слоя прямой кишки, волокна проходят к симпатикусу через ramus communicans. Он описал 8-й и 9-й нервы как вызывающие сокращение мочевого пузыря и сокращение продольной мышцы прямой кишки; нервные волокна проходят в составе нерва гомологичного n. erigens млекопитающих.

Бернгейм (Bernheim, 1892), как и ранее Гаскелл, получил сокращение мочевого пузыря при раздражении нерва, идущего к нему из седалищного сплетения. Он нашел, что анатомически этот нерв возникает обычно из 8-го и 9-го нервов, но иногда из 10-го нерва.

Работами Штейнаха и Винера (Steinach u. Wiener, 1895) было установлено, что 6-й и 7-й нервные корешки вызывают сокращение прямой кишки, 7-й, 8-й и 9-й — сокращение мочевого пузыря, причем этот эффект получается приблизительно в равной степени как от передних, так и от задних корешков.

Гортон-Смит (Horton-Smith, 1897) наблюдал сокращение прямой кишки от 9-го и 10-го нервов и не находил его от 6-го, 7-го или 8-го. Он наблюдал сокращение пузыря от 7-го, 9-го и 10-го нервов; в двух случаях из 15 7-й не имел никакого эффекта, но 6-й вызвал сокращение; в одном случае 8-й вызвал сокращение, 9-й иногда не оказывал никакого эффекта на прямую кишку, 10-й иногда не оказывал никакого эффекта на мочевой пузырь. Эффект получался от передних, но не от задних корешков.

Штейнах (Steinach, 1898) подтвердил наличие в 9-м нерве моторных волокон для прямой кишки.

Дэл (Dale, 1901) экспериментировал на лягушке и жабе и нашел, как и Гортон-Смит на лягушке, что мочевой пузырь получает моторные волокна от 7-го, 9-го и 10-го спинальных нервов (9-й имеет наибольший эффект), но не от 8-го, и что волокна покидают спинной мозг в составе передних, а не задних корешков. Он проделал несколько опытов с дегенерацией и нашел, что перерезка задних корешков не вызывает никакой дегенерации в их периферических частях.

Мочевой пузырь

Мочевой пузырь после разобщения с нижними спинальными нервами часто становится неподвижным или близким к этому. В этом случае по сокращению, вызванному раздражением нерва (хотя оно может быть медленным, но обычно является значительным), легко установить иннервацию пузыря. Однако, как и в случае кишки, стимул, вызывающий одно сокращение, способен вызвать и несколько, так что при определении влияния нервов, которые оказывают незначительное и недостоверное действие, желательно раздражать их прежде тех нервов, о которых известно, что они вызывают отчетливое сокращение.

Происхождение нервных волокон из спинного мозга. Мы проделали более десятка опытов на нервных корешках, но не все нервы раздражались в каждом эксперименте. Большее количество опытов было поставлено на нервах вне спинномозгового канала. 6-й нерв имел иногда очень короткий конец до начала ветвления, так что нередко ramus раздражался вместе со стволом нерва; другие нервы раздражались центральнее их соединения с ramus; 6-й и 7-й нервы обычно перерезались периферичнее их rami до раздражения центрального отрезка.

Мы не нашли никакого действия на мочевой пузырь при раздражении ramus 5-го или какого-нибудь другого более верхнего нерва.

6-й нерв давал непостоянный эффект у различных лягушек. В немногих случаях он давал исключительно сильное сокращение, в большинстве случаев — слабое, и нередко при раздражении его не получалось никакого сокращения.

7-й нерв почти во всех случаях вызывал сокращение, обычно исключительно сильное, но иногда слабое. В одном или двух случаях, когда

не наблюдалось никакого сокращения, отсутствие эффекта могло быть обусловлено и нервом, содержащим лишь несколько волокон, и сниженной, вследствие недостаточной циркуляции крови и предшествующей стимуляции, раздражимостью пузыря. В общем сокращение, вызванное 7-м нервом, было слабее при переднем типе, чем при заднем типе сплетения, и в тех случаях, в которых 6-й нерв давал исключительно хорошее сокращение, вызванное 7-м, было слабым. 8-й нерв в большинстве случаев не оказывал никакого действия на пузырь. К этому результату мы еще вернемся позднее.

Мы заключили, что имеется узкая область спинного мозга около 7-го спинального сегмента, из которой идут моторные волокна к мочевому пузырю; что волокна из этой области могут проходить полностью в 7-м нерве или бо́льшая или меньшая часть их может сместиться вверх и пойти в 6-й нерв и что такое смещение в общем проявляется анатомически в виде пояснично-крестцового сплетения переднего типа. Мы, однако, не удовлетворились констатацией того, что имеется тесное соответствие между наличием висцеромоторных волокон в 6-м нерве и типом пояснично-крестцового сплетения. Возможно, что существуют несколько независимых вариаций 6-го и 7-го нервов, с одной стороны, и 8-го, 9-го и 10-го — с другой.

Вариации в эффекте, вызываемом 9-м и 10-м нервами, тем не менее очень тесно связаны с типом пояснично-крестцового сплетения. Приняв типы сплетения, описанные ранее (стр. 10), мы нашли следующие эффекты 9-го и 10-го нервов (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Спинальный нерв	Передний тип	Срединный тип	Задний тип
9-й	Сильное сокращение	Сокращение	0
10-й	0	»	Сильное сокращение

Как правило, при срединном типе сплетения чем больше 10-й нерв, тем больше сокращение вызывалось им и тем меньшее — 9-м нервом. Слабые токи могут иногда выявлять различие, незаметное при употреблении более сильных токов.

Ход нервных волокон из спинного мозга. Гаскелл отметил гомологию нерва, идущего от седалищного к мочевому пузырю и к прямой кишке, с n. erigens млекопитающих. Он пришел к выводу, что волокна 8-го и 9-го нервов идут прямо к тазовому нерву, а не путем симпатикуса. Гортон-Смит нашел, что после перерезки тазового нерва 9-й и 10-й спинальные нервы не оказывают никакого действия на пузырь. Этот результат мы подтвердили в шести опытах.[5]

Наблюдения за ходом висцеромоторных волокон 6-го и 7-го нервов были менее полны. Гаскелл отметил, что раздражение ramus 7-го нерва вызывает сокращение пузыря, т. е. что волокна эти относятся к симпатической системе. Гортон-Смит добавил к этому факту, что раздражение корешков 7-го нерва не оказывает действия на пузырь после перерезки rami communicantes. Гаскелл по аналогии с млекопитающими полагал, что дальнейший путь волокон должен идти в подчревных нервах.

[5] Возможно, что большее количество наблюдений показало бы, что иногда немного волокон проходит к мочевому пузырю по прямым заднекишечным ветвям.

Этих нервов, однако, насколько мы видели, у лягушки не существует. Гортон-Смит проделал три опыта в этом отношении и установил, что перерезка тазового нерва не снижает эффекта раздражения корешков 7-го нерва; на этом основании он предположил, что симпатические везикомоторные волокна к мочевому пузырю в тазовом нерве не проходят.

Принимая во внимание анатомию нервов мочевого пузыря, ясно, что прежде всего в отношении хода симпатических нервов нужно решить, не идут ли некоторые из них из симпатикуса в rami 8-го, 9-го и 10-го нервов. По этому вопросу мы проделали значительное количество опытов. Так как 7-й нерв почти всегда содержит наибольшее количество симпатических волокон к пузырю, то обычно брали этот нерв и перерезали его у выхода из позвоночника и периферичнее его ramus; раздражались или нерв, центральнее ramus, или сами rami. Иногда симпатический ствол перерезался выше 7-го ганглия и раздражался ниже его. Когда наблюдался симпатический эффект на пузыре, rami 8-го, 9-го и 10-го нервов или сами эти нервы ниже их rami последовательно перерезались в различном порядке, причем симпатикус раздражался после каждой перерезки. Один результат был постоянным, а именно: после перерезки всех трех rami или всех трех нервов раздражение ramus 7-го нерва или симпатического ствола не вызывало гомолатерального сокращения пузыря. Тогда мы смогли заключить, что все симпатические висцеромоторные волокна, которые, выходя из 7-го ганглия, спускаются по симпатическому стволу, покидают симпатикус через нижние rami communicantes и идут к нижним спинальным нервам.

Проследив таким образом путь симпатических волокон, мы проделали несколько опытов, чтобы определить, проходят ли эти волокна из нижних спинальных нервов в тазовый нерв или в какие-то другие ветви. Симпатические волокна раздражались вышеописанным способом до и после перерезки тазового нерва. Во всех случаях перерезка устраняла эффект симпатической стимуляции. Наши опыты недостаточно многочисленны, чтобы утверждать, что симпатические висцеромоторные волокна покидают нижние спинальные нервы каким-нибудь иным путем, кроме тазового нерва, но можно с уверенностью сказать, что тазовый нерв содержит бóльшую часть симпатических волокон.

Нижние rami, которые необходимо было перерезать для снятия симпатического эффекта, варьируют в различных случаях. В случаях, когда сплетение относилось к переднему типу, было достаточно перерезать ramus 9-го нерва. При срединном типе сплетения требовалось дополнительно перерезать ramus 10-го нерва. В случаях же заднего сплетения было достаточно перерезать только ramus 10-го нерва.

Мы приводим протокол одного эксперимента, в котором 10-й нерв содержал все симпатические волокна. Это послужит иллюстрацией для других фактов, отмеченных в тексте.

О п ы т 1. Rana temporaria. Головной и спинной мозг разрушены. Слева 7-й, 8-й, 9-й и 10-й нервы перевязаны и перерезаны в месте их выхода из позвоночника. Наблюдался мочевой пузырь.

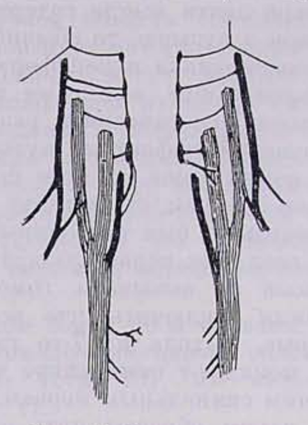
Эффект раздражения нервов: ramus 7-го нерва с каждой стороны — хорошее сокращение мочевого пузыря, 8-й и 9-й нервы выше и ниже ramus — нет эффекта, 10-й нерв центральнее ramus — сильное сокращение.

Левая сторона: ramus 10-го нерва перерезан; после перерезки раздражение ramus 7-го нерва не вызывало сокращения. Правая сторона: симпатический ствол перерезан ниже ramus 9-го нерва; после перерезки стимуляция ramus 7-го нерва не вызывала сокращения; раздражение симпатикуса ниже места перерезки давало сильное сокращение, которое не наблюдалось после перерезки тазовых ветвей 10-го нерва.

Схема люмбо-сакрального сплетения дана на рис. 3.

Эти результаты показывают, что симпатические волокна ниже 7-го ганглия идут, как правило, вместе с автономными сакральными волокнами. Мы склонны были рассматривать это правило как абсолютное, но в одном эксперименте, в котором 10-й нерв был толстым и содержал все сакральные автономные волокна, симпатические волокна слева, как показано и экспериментом, и перерезкой, шли к 9-му нерву. Экспериментально было обнаружено, что симпатические волокна для мочевого пузыря шли на правой стороне в rami 10-го нерва и на левой стороне в rami 9-го нерва (главным образом в нижних rami). Сакральные авто-


Рис. 3. Схема люмбо-сакрального сплетения.


Рис. 4. Левое и правое люмбо-сакральные сплетения и нижняя часть симпатического ствола Rana temporaria.

номные нервы принадлежали и справа, и слева 10-му нерву. Схема расположения нервов правой и левой сторон дана на рис. 4.

Следует также упомянуть, что у двух лягушек, у которых люмбо-сакральное сплетение было передним, перерезка ramus 9-го нерва хотя и заметно ослабила, но не сняла полностью эффекта от стимуляции ramus 7-го нерва; эффект был снят лишь после перерезки ramus 8-го нерва. Таким образом, редкие симпатические везикомоторные волокна идут в составе 8-го нерва.

Осталось невыясненным, подчинялся ли ход волокон у этих двух лягушек вышеизложенному правилу или нет. Решение этого вопроса зависело от того, находились ли в 8-м нерве сакральные автономные волокна. Это не было исследовано.

Поскольку, как было отмечено выше, симпатические волокна к мочевому пузырю находятся в симпатическом стволе ниже 7-го ганглия, они продолжаются в нижние rami communicantes, проходят в одном или нескольких ниже расположенных спинальных нервах и далее в тазовом нерве. Имеется и другой путь, который иногда, правда крайне редко, избирается некоторыми симпатическими волокнами, исходящими из 6-го и 7-го ганглиев. Этот путь идет в составе 6-го или 7-го спинального нерва к стенке тела и затем по латеральной связке мочевого пузыря в соседстве (но не в тесной связи) с ректо-везикальной артерией. Наличие этих волокон в 6-м или в 7-м спинальном нерве зависит от того, который из них подходит к стенке тела в месте прикрепления латеральной связки мочевого пузыря. Обычно это бывает 7-й нерв. Когда дистальный отрезок

одного из этих нервов вызывает сокращение пузыря, эффект этот сохраняется и после изоляции нерва вплоть до места входа его в стенку тела. У четырех случайно взятых лягушек мы исследовали микроскопически латеральную связку с одной стороны. У одной лягушки был обнаружен небольшой нерв, содержавший разбросанную по ходу его группу нервных клеток.

Исследование моторных волокон для мочевого пузыря в 8-м нерве. Этот вопрос является важным для сравнения строения автономной системы у лягушки и млекопитающих. У последних центральные нервы, дающие начало нервам задних конечностей, не несут автономных волокон, там имеется разрыв между выходом симпатических и сакральных автономных волокон. Прежние исследователи не находили этого разрыва у лягушки: Гаскелл и Штейнах и Винер описали волокна, происходящие от 7-го, 8-го и 9-го нервов. С другой стороны, Гортон-Смит, который уделил особое внимание 8-му нерву, только в одном из 15 случаев обнаружил в нем везикомоторные волокна, а Дэл в нескольких экспериментах на жабах не нашел их ни разу. Мы в значительном числе случаев нашли, что стимуляция корешков 8-го нерва при его выходе из позвоночного канала и более периферически не оказывала влияния на мочевой пузырь, хотя сокращения последнего наблюдались при раздражении нервов выше и ниже 8-го. Можно, таким образом, принять, что у Rana temporaria часто имеется промежуток между местом выхода симпатических и сакрально-автономных нервных волокон.

В подобном фундаментальном структурном признаке возможные вариации у отдельных особей могут ограничиваться одной стороной. Мы заключаем, что в спинном мозгу всегда имеется небольшая область в месте выхода нервов к задним конечностям, из которой не выходят ни симпатические, ни сакральные автономные волокна.

Это правило не исключает возможности присутствия везикомоторных волокон в 8-м нерве. Мы видели, что существуют общие соотношения между типом нервного сплетения и присутствием везикомоторных волокон в различных нервах, образующих сплетение. Поэтому не исключено, что при выраженном переднем сплетении некоторые сакральные автономные волокна из 9-го нерва могут пройти к 8-му; или при явном заднем типе сплетения некоторые симпатические волокна, нормально находящиеся в 7-м нерве, пройдут вниз, в 8-й нерв. В последнем случае промежутком является 9-й спинальный сегмент.

В определенном числе случаев, в которых мы стимулировали 8-й нерв вне позвоночного канала, но центральнее его rami, мы наблюдали сокращение мочевого пузыря, хотя и не максимальной интенсивности, и мы склонны думать, что этот эффект был обусловлен волокнами, выходящими из спинного канала в корешках нерва. Более решающим методом эксперимента является стимуляция корешков нерва. В таких экспериментах отрицательный результат был получен в 13 случаях, сомнительный результат — в одном случае. Но так как тип сплетения не очень отличался от срединного, этот результат не решал вопроса о наличии в 8-м нерве везикомоторных волокон при более четко выраженных формах нервного сплетения.

Величина контрлатерального сокращения. Прежние исследователи показали, что раздражение сакральных автономных нервов на одной стороне вызывает сокращение всего мочевого пузыря, хотя эффект сильнее на стороне раздражения. Симпатикус дает более выраженный односторонний эффект. Величина сокращения на противоположной стороне изменчива, и сокращение больше связано со средней зоной

противоположной стороны мочевого пузыря. Если перерезать один тазовый нерв, стимуляция ramus 7-го нерва не дает, как мы говорили выше, гомолатерального сокращения, но может вызвать слабое локальное сокращение на противоположной стороне; мы не видели подлинного сжатия мочевого пузыря, но наблюдали то тут, то там небольшие участки, где отмечалось слабое движение. Контрлатеральный эффект симпатикуса оказывается, таким образом, обусловленным перекрестом нервных волокон или распространением стимула в самом мочевом пузыре. Однако лишь незначительный эффект может быть вызван с волокон, перекрещивающихся в нижней части симпатической цепочки.

Следует отметить, что иногда сокращение, вызываемое стимуляцией 7-го нерва, начинается у вершины мочевого пузыря и распространяется к его основанию, что указывает на прохождение волокон вместе с латеральными артериями. И симпатические, и сакральные автономные волокна, насколько мы могли видеть, оказывают одинаковый эффект на продольные и циркулярные мышечные волокна.

Вазомоторные волокна. Симпатические нервы, снабжающие мочевой пузырь, имеют вазомоторные и висцеромоторные волокна. При быстрых сокращениях мочевого пузыря их трудно различить, так как само сокращение выжимает кровь из кровеносных сосудов. Но при слабых стимулах или при некотором утомлении можно часто наблюдать, что сокращение кровеносных сосудов предшествует сокращению мочевого пузыря. Иногда 6-й нерв или его ramus вызывает некоторое побледнение мочевого пузыря без сокращения его мускулатуры. Сужение кровеносных сосудов не ограничивается мочевым пузырем, оно происходит также в мелких артериях латеральной связки, которые несут кровь к пузырю.

Мы упоминали выше, что раздражение 7-го или 6-го нерва периферичнее их ramus иногда вызывает сокращение мочевого пузыря. И тот, и другой из этих нервов постоянно вызывают сокращение артерий стенки тела в месте, где начинается латеральная связка; вызывают также большее или меньшее сокращение артерий латеральной связки, которое может распространяться на сосуды мочевого пузыря. По нашим наблюдениям, сокращения сосудов мочевого пузыря — явление более частое, чем сокращение его мускулатуры.

Сакральные автономные нервы не вызывают, насколько мы могли видеть, изменений в кровеносных сосудах, что не может быть объяснено только механическими условиями.

Прямая кишка

В прямой кишке очень выражены спонтанные сокращения, так что наблюдения на ней не так просты, как на мочевом пузыре. Мы сосредоточили свое внимание на основных особенностях ее иннервации.

Сакральные автономные волокна. Выход этих нервных волокон из спинного мозга и их соотношения с различными типами люмбо-сакрального сплетения обычно такие же, как и у нервных волокон мочевого пузыря. Иногда 10-й нерв вызывает сокращение прямой кишки, но не мочевого пузыря, как если бы выход волокон к прямой кишке был бы более кзади.

Нервные волокна частью проходят в тазовых нервах, частью в веточках 9-го и 10-го нервов, расположенных над местом выхода тазовых нервов, или в nn. pudendi. Мы, однако, не провели большого количества наблюдений над путями нервных волокон в периферических ветвях.

Крестцовые волокна вызывают сокращение обоих слоев прямой кишки, но доминирующим эффектом, как известно, является опорожнение клоаки. Продольное сокращение обусловливается специальными мышечными волокнами, функционально соответствующими ректо-кокцигеальным мышцам млекопитающих. Раздражение нервов до начала сокращения нередко сопровождается кратковременным растяжением прямой кишки, что наводит на мысль о присутствии тормозных нервных волокон.

Симпатические нервные волокна. На этих волокнах мы поставили мало опытов. Нам было неясно, вызывается ли сокращение специальных продольных мышц симпатическими нервами или нет, хотя последние одинаково ведут к сокращению, как продольному, так и циркулярному. Симпатические волокна, идущие к нижней части ободочной кишки по пути нижней брыжеечной артерии, действуют на верхнюю часть прямой кишки. Мы не знаем, действуют ли они и на нижнюю область прямой кишки.

Во время опытов по изучению иннервации мочевого пузыря симпатическими волокнами, идущими в тазовом нерве, мы случайно обнаружили, что симпатические волокна проходят к прямой кишке в составе и тазового, и ректального нервов. Однако, поскольку эти наблюдения были случайными, необходимо повторить эти опыты.

В тех случаях, когда сокращение мочевого пузыря вызывалось волокнами 6-го и 7-го нервов, идущими в латеральной связке, мы не наблюдали какого-либо сокращения прямой кишки.

Как обнаружил Гортон-Смит, только 10-й нерв обычно вызывает сокращение наружного анального сфинктера. При переднем типе нервного сплетения мы видели сокращение наружного сфинктера при раздражении 9-го нерва. Волокна идут в составе срамных нервов.

ВИСЦЕРОМОТОРНЫЕ ВОЛОКНА В ЗАДНИХ КОРЕШКАХ

О предварительных опытах по этому вопросу мы уже сообщали. Штейнах и Винер утверждают, что пищевод, желудок и тонкий кишечник получают симпатические двигательные волокна только от задних корешков (с 2-го до 6-го нерва) и что толстый кишечник и мочевой пузырь получают двигательные волокна в одинаковой пропорции и от задних, и от передних корешков (6-й—9-й нервы). В то же время Гортон-Смит обнаружил двигательные волокна к мочевому пузырю и прямой кишке только в передних корешках 7-го, 9-го и 10-го нервов. Эти данные в отношении мочевого пузыря подтвердил Дэл.

Мы ограничили свои наблюдения нервами, дающими наименьшую возможность экспериментальной ошибки, а именно: 7-м, 8-м, 9-м, 10-м и 2-м. При раздражении нижних нервов мы сосредоточили свое внимание на мочевом пузыре. В высшей степени невероятно, что то, что относится к симпатическим вазомоторным и везикомоторным волокнам 7-го нерва и к волокнам мышц зрачка и ускоряющим сердце волокнам 2-го нерва, не распространяется на все симпатические волокна.

С нижними спинальными нервами мы поставили пять опытов на R. temporaria и одиннадцать — на R. esculenta. У двух R. esculenta остановилось сердце при вскрытии и передний корешок 9-го нерва вызывал только слабое сокращение, так что число удовлетворительных опытов на R. esculenta было 9. Во всех случаях разрушался или весь мозг, или только полушария. Во всем остальном эксперименты были различны.

Исследуемые нервные корешки перевязывались с одной или с обеих сторон. Спинной мозг иногда оставался интактным, а иногда удалялся вниз от 6-го сегмента. Лягушкам или давали небольшую дозу кураре, или они не кураризировались совсем; в двух последних случаях основные мышечные ветви пояснично-крестцового сплетения перерезались на той стороне, на которой раздражались корешки. Форма эксперимента не дает заметной разницы в результатах, но мы полагаем, что наилучшим методом являются разрушение мозговых полушарий, удаление спинного мозга от 6-го сегмента книзу (чтобы предотвратить рефлекторное сокращение мочевого пузыря), использование некураризированных животных и раздражение задних корешков раньше, чем передних.

Штейнах и Винер заключают, что на некураризированных лягушках влияние с передних корешков усиливается вследствие мышечного сокращения, действующего как механический стимул. Мы не думаем, что механический эффект может иметь большое значение по следующим соображениям. Стимуляция периферического конца перерезанного 7-го нерва серией коротких тетанизирующих токов заставляет брюшную стенку быстро и повторно давить на частично растянутый мочевой пузырь, но редко это приводит к сокращению его, если в нерве не присутствуют везикомоторные волокна (см. стр. 22).

Стимуляция переднего корешка 8-го нерва вызывает сильное мышечное сокращение без сокращений (или во всяком случае часто без сокращений) мочевого пузыря (см. стр. 22). Что касается 9-го нерва, то нужно помнить, что порог для соматических нервов выше, чем для автономных нервов, так что при некотором слабом раздражении сокращаются поперечнополосатые мышцы и не сокращаются гладкие. Так, в одном опыте раздражение переднего корешка 9-го нерва при расстоянии вторичной катушки 35—38 см вызывало сильный тетанус в ноге, но катушка должна была быть придвинута на расстояние 28—30 см для получения сокращения пузыря.

В основном наше внимание было обращено на 8-й и 9-й нервы, но в шести опытах мы получили более или менее воспроизводимые сокращения пузыря при раздражении передних корешков 7-го нерва, чего никогда не наблюдалось при раздражении задних корешков.

Во всех 14 опытах задние корешки 8-го нерва не давали никакого эффекта; передние корешки не оказывали влияния в 13 случаях, и сомнительный результат был в одном случае.

В 13 опытах задние корешки 9-го нерва также не оказывали никакого влияния до тех пор, пока не применили тока такой силы, которая давала явные петли тока на передние корешки. С другой стороны, раздражение переднего корешка вызывало четкое сокращение при настолько слабом токе, что он не ощущался ни кончиком языка, ни губой. Так, сокращение обычно получалось, когда вторичная катушка находилась в 25—30 см от первичной, в то время как ток начинал ощущаться при расстоянии между катушками только около 17 см.

В двух опытах (R. esculenta) раздражались корешки 10-го нерва. Раздражение заднего корешка не дало никакого эффекта; при раздражении переднего корешка сокращалась прямая кишка, но не было сокращения пузыря.

Необходимо упомянуть, что несколько раз наблюдались спонтанные сокращения пузыря; в этих случаях мы выжидали, пока сокращения затихали и становились редкими, с интервалом не меньше 3 мин. Только после этого мы начинали наблюдения. Нельзя полагаться на визуальные наблюдения в тех случаях, когда спонтанные сокращения часты и когда

сокращения, вызванные нервным раздражением, незначительно сильнее. чем спонтанные. Можно считать, что в этих случаях возбудимость пузыря уменьшается настолько, что моторные волокна, если они находятся в задних корешках, не могут больше вызвать никакого эффекта. Возможно, что происходит некоторое уменьшение возбудимости, но оно оказывается недостаточным, чтобы вызвать заметное различие в эффекте раздражения передних корешков.

В двух случаях пузырь наблюдался через 2 дня после перерезки нервных корешков, когда он был совершенно неподвижен; ничего не может быть более удивительного, чем его неподвижность при раздражении обоих корешков 8-го нерва или задних корешков 9-го нерва и его сильное сокращение при раздражении переднего корешка 9-го нерва. Приводим протокол одного из этих опытов, который показывает длительную высокую возбудимость переднего корешка 9-го нерва после перерезки.

Опыт 2. Rana temporaria. Мозг разрушен. Спинной мозг перерезан на уровне 6-го сегмента, и нижняя часть удалена. Корешки 8-го нерва взяты на лигатуру вместе. Корешки 9-го нерва перевязаны отдельно на каждой стороне. Оба седалищных нерва перерезаны на бедре. Правая сторона пузыря обнажена. Лягушка и перерезанная брюшная мышца фиксированы булавками.

Наблюдались сильные спонтанные сокращения прямой кишки и более слабые сокращения пузыря, причем относительная сила сокращения обоих органов варьировала. Через 45 мин. эти спонтанные сокращения становились незначительными.

Для раздражения нервных корешков использовался тетанизирующий ток. Вторичная катушка на расстоянии 15 см. Ток едва ощущается на языке. Нервы раздражались на правой стороне.

3 ч. 50 м. — раздражение обоих корешков 8-го нерва в течение 30 сек.; вторичная катушка на 8 см — прямая кишка и мочевой пузырь не сокращаются.

3 ч. 52 м. — раздражение заднего корешка 9-го нерва в продолжение 30 сек.; вторичная катушка на 8 см — прямая кишка и пузырь не сокращаются.

3 ч. 54 м. — раздражение переднего корешка 9-го нерва в продолжение 5 сек.; вторичная катушка на 30 см — на 2-й секунде сильное сокращение пузыря.

3 ч. 56 м. — раздражение переднего корешка 9-го нерва в продолжение 5 сек.; вторичная катушка на 15 см — сразу сильное сокращение пузыря и на 3-й секунде сильное расслабление прямой кишки.

Наблюдения были повторены и при этом были получены такие же результаты. Днем позже пузырь был неподвижен, однако сокращение правой стороны, хотя медленное и довольно слабое, еще получалось при раздражении переднего корешка правого 9-го нерва; вторичная катушка на расстоянии 28 *см.*

Через 2 дня после перерезки нерва обнажалась левая сторона пузыря; спонтанных сокращений не наблюдалось в продолжение 15 мин., раздражались корешки левой стороны, корешки 8-го нерва и задний корешок 9-го нерва при расстоянии вторичной катушки от 30 до 8 см не вызывали сокращения пузыря, в то время как передний корешок 9-го нерва при вторичной катушке на 30 см вызывал сразу сильное сокращение. Корешки 8-го нерва и передний корешок 9-го нерва вызывали сокращение поперечнополосатых мышц через неперерезанные нервные ветви.

В одном опыте мы получили сокращение пузыря при раздражении заднего корешка 9-го нерва. В этом случае отмечалась тенденция к спонтанным сокращениям пузыря, но при длительном наблюдении стало ясно, что результат был истинным. Однако сокращение было значительно более слабым, чем сокращение, вызванное раздражением переднего корешка. Раздражение заднего корешка слабым тетанизирующим током не давало никакого эффекта. Впервые сокращение было получено при расстоянии вторичной катушки на 12—10 см; удары раздельно ощущались языком, но были безболезненны. Хотя необходимый ток не был необычно сильным для нервного раздражения, но он был значительно сильнее, чем ток, необходимый для сокращения при раздражении переднего корешка. В последнем случае сокращение возникало при расстоянии вторичной катушки в 20—25 см. Для раздражения автономного

нерва уже установлено, что, когда имеется мало волокон, требуется более сильное раздражение для получения эффекта, чем когда имеется много волокон.

Мы полагаем на основании этого, что двигательные волокна пузыря находятся в задних корешках, но их очень мало в сравнении с волокнами переднего корешка.

В этой связи стоит упомянуть Штейнаха и Винера (Steinach, 1898), которые нашли, что требуется довольно сильный ток для вызова эффекта с задних корешков.

Штейнах полагает, что необходимость сильного раздражения является характерной особенностью вазомоторных и висцеромоторных волокон. Этого не наблюдается ни у лягушки, ни у млекопитающих. Все эффекты с краниальных, автономных, симпатических или сакральных автономных нервов могут быть вызваны отдельными раздражениями, которые не чувствительны или едва чувствительны на язык, за исключением того случая, когда число раздражаемых волокон мало. Справедливо, что порог автономных нервов выше, чем соматических, но очень слабые отдельные раздражения эффективны в обоих случаях.

О других наших опытах мы упомянем коротко. Корешки 2-го спинномозгового нерва раздражались в трех опытах. Задний корешок не вызвал никакого эффекта, передний (состоящий из двух или трех пучков) вызвал расширение зрачка.

Будге, как мы упоминали выше (стр. 14), методом перерезки нерва пришел к заключению, что расширяющие волокна для зрачка проходят в переднем, а не в заднем корешке.

Результаты, изложенные в этом разделе, могут быть суммированы следующим образом.

Корешки 9-го нерва, содержащие симпатические волокна, раздражались у 9 лягушек. Задние корешки ни в одном случае не вызывали эффекта, в то время как передние давали его во всех случаях.

У 13 лягушек раздражались 15 нервных корешков, содержащих сакральные автономные нервные волокна. Задний корешок в одном случае дал незначительный эффект, передний корешок во всех случаях дал сильный эффект.

Нервные корешки 8-го нерва раздражались у 14 лягушек. Задние корешки не дали никакого эффекта, передние корешки не дали эффекта в 13 случаях, один случай был сомнительный.

Люмбо-сакральное сплетение не отличалось сильно от срединного типа во всех опытах.

Мы согласны с Штейнахом и Винером, что автономные волокна могут быть в задних корешках, но мы не согласны с ними, что это составляет обычное явление.

На основании результатов, полученных Гортоном-Смитом, Дэлом и нами самими, мы считаем, что наличие автономных волокон в задних корешках — явление редкое. Столь же редко и наличие соматических двигательных волокон в этих корешках, как это было найдено Гортоном-Смитом и подтверждено Вана[6] (Wana, 1898) и Дэлом.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании наших исследований симпатические нервные волокна к различным органам идут от следующих спинальных нервов (табл. 2).

Симпатические волокна из спинного мозга в 1-м спинномозговом нерве (n. hypoglossus) не выходят.

[6] Вана нашел соматические моторные волокна в задних корешках в значительно меньшем проценте случаев, чем Гортон-Смит.

ТАБЛИЦА 2

Органы и сосуды	Снабжаются симпатическими волокнами от спинальных нервов	Примечания
Радужная оболочка . . .	2-го, 3 го.	В отдельных случаях 3-й нерв вызывал больший эффект, чем 2-й.
Сердце	2-го, 3-го, 4-го.	Иногда 2-й нерв давал такой же сильный эффект, как и 3-й.
От пищевода до верхней части толстой кишки включительно Поджелудочная железа Селезенка Общая кишечная артерия	2-го, 3-го, 4-го, 5-го.	В соответствии с распределением артериальных ветвей мы делим толстую кишку на верхнюю, нижнюю и прямую. Иногда 6-й нерв давал незначительный эффект, но это бывало так редко, что эти данные из таблицы исключены.
Половые органы Почки Жировое тело Рено-генитальные артерии	3-го, 4-го, 5-го, 6-го, 7-го.	3-й нерв подходит к верхним артериям, 7-й — главным образом к расположенным более низко; иногда максимальный эффект 6-го нерва был меньше, чем 4-го.
Нижняя часть толстой кишки Нижняя брыжеечная артерия	6-го, 7-го.	
Мочевой пузырь	*6-го*, 7-го.	

Примечание. Во второй графе жирным шрифтом отмечены нервы, дающие максимальный эффект, курсивом — нервы, эффект раздражения которых чаще отсутствует.

Места выхода нервных волокон слегка варьируют у разных лягушек, и эти смещения, вероятно, совпадают со смещением мест выхода соматических нервов.

Симпатические нервы вызывают легко наблюдаемые вазомоторные эффекты; наибольшее сокращение отмечается в конечных артериальных ветвях, оно снижается по направлению к более толстым артериальным стволам. Эти нервы вызывают также труднее наблюдаемые висцеромоторные эффекты на обоих слоях яйцепровода.

Каждая артерия, выходящая из брюшной аорты, получает нервные волокна от нескольких спинномозговых нервов. Каждый нерв, который дает нервные волокна к артерии, иннервирует всю область распределения артерии. Так, 2-й—5-й спинальные нервы посылают волокна ко всей области, снабжаемой кровью из a. intestinalis communis.

По нашим данным, симпатические вазомоторные нервы проходят к пищеводу (но не к желудку) в составе блуждающего нерва.

Как правило, единственным путем симпатических волокон из симпа-

тического ствола к пузырю является путь по rami communicantes тех спинномозговых нервов, которые имеют сакральные автономные волокна, с дальнейшим их ходом в тазовом нерве. Иногда везикомоторные и вазомоторные волокна выходят в составе 7-го или, более редко, 6-го нерва, идут к стенке тела и затем по латеральной связке пузыря.

Выход сакральных автономных волокон для пузыря и прямой кишки в большинстве случаев полностью соответствует ниже лежащим спинномозговым нервам. Анатомически мы различаем три типа расположения: переднее, срединное и заднее. При переднем типе сакральные автономные волокна находятся в 9-м нерве, при срединном типе — в 9-м и 10-м нервах, для задней группы они находятся в 10-м нерве. Иногда место выхода волокон к прямой кишке оказывается несколько более «задним», чем выход волокон к пузырю.

8-й спинномозговой нерв, как правило, не содержит ни сакральных автономных, ни симпатических волокон, что уже было показано Гортоном-Смитом и Дэлом. В некоторых случаях мы получали свидетельства наличия нервных волокон для пузыря в 8-м нерве, поэтому мы полагаем возможным, что в резко выраженных типах люмбо-сакрального сплетения может происходить смещение вверх сакральных автономных волокон или смещение вниз симпатических волокон.

Сакральные автономные волокна для пузыря и симпатические волокна для радужной оболочки, сердца и пузыря выходят из спинного мозга в передних корешках и только редко — в задних. Эти результаты в целом соответствуют данным Гортона-Смита и Дэла.

СРАВНЕНИЕ АВТОНОМНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЛЯГУШКИ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Результаты, полученные в предыдущем разделе, дают основание для сравнения симпатической системы лягушки и млекопитающих.

Мы видим, что последовательность выхода нервных волокон из спинного мозга в общем одинакова для обеих групп животных. Как у лягушки, так и у млекопитающих происхождение нервных волокон для радужной оболочки несколько более «переднее», чем волокон для сердца.

Нервные волокна к брюшным и тазовым органам тесно связаны с их артериальным снабжением. Общая кишечная артерия у лягушки получает нервные волокна от нескольких нервов, и каждый из этих нервов посылает волокна ко всем органам, к которым подходит артерия. В общем то же самое наблюдается и у млекопитающих, но с большей степенью дифференциации. У них, в отличие от лягушки, у которой a. intestinalis communis разделяется на a. coeliaca и a. mesenterica superior, обе эти артерии отходят раздельно от брюшной аорты и поэтому выше расположенные нервы оказывают максимальный эффект на органы, снабжаемые кровью из a. coeliaca, а более низко расположенные нервы — на органы, снабжаемые a. mesenterica superior.[7] Сомнительно даже, иннервируют ли вообще «верхние» нервы a. mesenterica superior, а «нижние» — a. coeliaca.

Почечные артерии, как и у млекопитающих, иннервируются рядом нервов, которые в значительной мере перекрывают область, иннервируемую нервами, идущими к a. coeliaca и a. mesenterica superior. Детали в распределении иннервации отличаются у лягушки и млекопитающих

[7] Мы не получили удовлетворительных доказательств тому, что эти отношения имеют место и у лягушки, но некоторые указания на это все же имеем.

в соответствии с анатомическими различиями их почек. У лягушек четыре или пять артерий отходят от брюшной аорты к почечно-половому аппарату, причем максимальное влияние на верхние артерии получается от нервов, расположенных выше, а «нижние» нервы дают максимальный эффект на ниже лежащие артерии.

Насколько мы могли видеть, наиболее верхний нерв не подходит к самой низко расположенной артерии, а наиболее низко расположенный нерв — к наиболее высоко расположенной артерии.

Вслед за почечно-половыми артериями идет a. mesenterica inferior. Ход ее нервов у лягушки аналогичен с ходом у млекопитающих, за исключением того, что у лягушки меньше выражено перекрытие областей выхода ее нервов и нервов, снабжающих a. mesenterica superior. Это, вероятно, связано с тем фактом, что у лягушки ряд почечных артерий соединяется с верхней и нижней брыжеечными артериями.

Как и у млекопитающих, протяженность области выхода симпатических нервов в сравнении с размером области поясничного сплетения у лягушки значительно больше, но у нее она распространяется и на область плечевого сплетения. Необходимо указать, что симпатические вазомоторные волокна для пузыря лучше выражены у лягушки, чем у собаки, кошки и кролика.

Результаты, полученные выше, позволяют нам сравнить не только симпатическую систему лягушки и млекопитающего, но и некоторые главные признаки всей автономной системы.

Из результатов предыдущих наблюдений известно, что краниальная автономная система слагается из части среднего мозга, посылающего волокна к цилиарному ганглию, из бульбарной части, состоящей из волокон лицевого нерва (гомологичного n. intermedius Wrisbergii) с разбросанными периферическими ганглиями и из волокон нервов vasoglossopharingeus также с периферическими ганглиями.

Мы установили, что 1-й и 8-й спинномозговые нервные сегменты или части спинного мозга, связанные с ними, не содержат никаких автономных нервных волокон. Таким образом, центральная нервная система лягушки, как и млекопитающих, посылает автономные волокна из четырех отдельных областей: 1) тектальной области, иннервирующей глаз; 2) бульбарной области, иннервирующей переднюю часть пищеварительного канала и образования, связанные с ним; 3) средней области спинного мозга (симпатической), иннервирующей все образования, и 4) сакральной области, иннервирующей заднюю часть пищеварительного канала и органы, связанные с ним.

Автономные волокна, так же как у млекопитающих и у птиц, обычно выходят из спинного мозга в передних, а не в задних корешках, но иногда некоторые волокна могут находиться и в задних корешках — особенность, изредка встречающаяся у птиц, и очень сомнительно, чтобы она когда-либо встречалась у млекопитающих.

В характере отхождения симпатических волокон от главной цепочки имеются отличия от млекопитающих, которые интересны как показатель более примитивной организации. У млекопитающих значительная часть симпатических волокон, идущих к областям, иннервируемым краниальными автономными нервами, проходит вместе с этими нервами почти на всем протяжении; но некоторые симпатические волокна к органам грудной полости проходят короткое расстояние изолированно и присоединяются к краниальным автономным нервам лишь на периферии. Там, где периферическое распределение симпатических волокон совпадает с распределением сакральных автономных нервов, почти все они после не-

большого расстояния идут в составе подчревных нервов. У лягушки эти участки изолированного хода симпатических волокон не встречаются. Волокна к органам грудной полости (как показано Гаскеллом в случае нерва, ускоряющего ритм сердца) идут в стволе вагуса, а волокна к пузырю проходят в люмбо-сакральных нервах. Мы приходим к заключению, что при наличии незначительных различий общий план устройства автономной системы для структур, здесь описанных, одинаков у лягушки, у млекопитающих и у птиц.

Литература

(Шипилова К.) K. Shipiloff (1886), Pflüg. Arch., Bd. 38, S. 219.
Bernheim J. (1892), Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Suppl., S. 11.
Bottazzi F. (1899), Journ. of Physiol., v. 25, p. 157.
Budge J. L. (1855). Die Bewegung der Iris. Braunschweig.
Dale H. H. (1901), Journ. of Physiol., v. 27, p. 350.
Dixon W. (1902), Journ. of Physiol., v. 28, p. 57.
Gaskell W. H. (1884), Journ. of Physiol., v. 5, p. 48.
Gaskell W. H. (1886), Journ. of Physiol., v. 7, pp. 12, 13, 26, 39.
Gaskell W. H. a. H. Gadow (1885), Journ. of Physiol., v. 21, p. 369.
Horton-Smith R. J. (1897), Journ. of Physiol., v. 21, p. 101.
Langley J. N. (1900). A text-book of physiology, Bd. 2. Ed. by Schäfer. Edinburg, p. 616.
Langley J. N. (1903a), Erg. d. Physiol., Jahrg. 2, Abt. 2, S. 819.
Langley J. N. (1903b), Journ. of Physiol., v. 30, p. 221.
Pflüger E. (1855), Allg. med. centr. Ztg., S. 601.
Steinach E. (1898). Pflüg. Arch., Bd. 71, S. 523.
Steinach E. u. H. Wiener (1895), Pflüg. Arch., Bd. 60, S. 593
Wana J. (1898), Pflüg. Arch., Bd. 71, S. 555.
Waters W. H. (1885), Journ. of Physiol., v. 6, p. 460.



НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД ДЕГЕНЕРАЦИЕЙ СИМПАТИЧЕСКОЙ И САКРАЛЬНОЙ АВТОНОМНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У АМФИБИЙ ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ НЕРВОВ[1]

Наблюдения, изложенные ниже, были сделаны большей частью на жабах и только несколько из них — на лягушках. Животным давался эфирный наркоз в условиях, предупреждающих инфицирование раны. При работе с 1-м, 2-м и 3-м спинальными нервами перерезались нервные корешки, а при работе с 6-м, 8-м и 9-м нервами перерезались сами нервы вне позвоночого столба центрально от rami communicantes. Нервы перерезались и исследовались только на одной стороне. По истечении времени, необходимого для дегенерации, животных убивали и симпатическая цепочка вместе с rami communicantes и частью спинального нерва вырезалась и помещалась на один день в 1%-й раствор осмиевой кислоты. Затем симпатический и связанные с ним нервы промывались в воде и некоторая часть их расщеплялась и переносилась в раствор глицерина. Расщеплять нервы сразу нет надобности. Пролежавшие месяцами в воде, нервные волокна хорошо разделяются, и дегенерированные волокна могут быть легко сосчитаны; однако немиелинизированные волокна в этих условиях становятся менее отчетливыми.

Если нервы исследуются в подходящей стадии дегенерации, то подсчет дегенерированных волокон в части симпатической цепочки, лежащей между ганглиями, не представляет трудности. Небольшие группы нервных клеток, встречающиеся иногда в исследуемом кусочке, как правило, серьезно не мешают при расщеплении. В ганглиях, особенно в больших, подсчет оказывается менее точным, потому что при не очень тщательном расщеплении легко можно просмотреть маленькие дегенерированные волоконца и найденное число их будет преуменьшенным, а при тщательном расщеплении некоторые волокна разрываются и найденное число оказывается преувеличенным.

Симпатический ганглий жабы, как известно, лежит на спинальных нервах. Отделяя его от спинального нерва, нужно стараться, чтобы ни одно волокно нерва не оторвалось вместе с ганглием. Прежде чем расщеплять изолированный ганглий, необходимо рассмотреть его при малом увеличении микроскопа, чтобы быть уверенным, что в нем нет таких волокон.

Изучение rami communicantes лягушки не представляет никаких затруднений, но у жабы они почти всегда слишком коротки и это осложняет работу с ними.

Хотя мы и не ставили своей задачей точный подсчет числа дегенерированных волокон, все же приводимые нами конкретные числа можно

[1] В соавторстве с Дж. Н. Ленгли (J. N. Langley). Journ. of Physiol., v. 42, № 2, 1911, p. 113. (*Ред.*).

считать точными, помня, однако, о возможности полного рассасывания продуктов дегенерации. Одним из нас (Langley, 1909) уже раньше было показано, что продукты дегенерации мелких волокон резорбируются быстрее, чем крупных, так что оптимальное время для наблюдения дегенерации волокон диаметром 2 и 4—8 μ неодинаково. В то время как последние еще содержат заметные черные капли миелина, в первых миелина уже не остается и на дегенерацию указывают главным образом рассеянные клубочки маленьких желто-коричневых гранул, вероятно, кератина; волокна приобретают веретенообразную форму (расширение там, где ядро), и они легко рвутся при расщеплении. В этих условиях подсчет недостоверен.

В большей части наших опытов мы выдерживали довольно долгий срок для дегенерации. Скорость дегенерации у жабы значительно меньше, чем у лягушки, и не совсем одинакова у различных особей одного и того же вида.

Нужно помнить, что дегенерированные волокна rami могут быть прослежены вверх или вниз по симпатической цепочке только до тех пор, пока они сохраняют миелиновую оболочку. Следовательно, если некоторые волокна теряют свою миелиновую оболочку прежде, чем они достигнут ганглия, в котором они заканчиваются, то ганглионарные связи этих волокон окажутся в меньшем числе, чем это есть в действительности. В большей части наших опытов число дегенерированных волокон было невелико. Майер (Mayer, 1878) показал, что дегенерированные волокна находятся иногда в нормальных цереброспинальных нервах. То же самое могло иметь место и в симпатическом нерве. Таким образом, если после перерезки нерва находят только одно или два дегенерированных волокна, то эта дегенерация не обязательно является следствием перерезки.

Перерезка корешков 1-го спинального нерва (n. hypoglossus). Было сделано 6 опытов только на жабах. Время для дегенерации равнялось: в опытах 1 и 2 — 41 дню, в опыте 3 — 42 дням, в опытах 4, 5 и 6 — 46 дням.

В каждом случае повреждение нерва проверялось микроскопически. Большинство волокон нервного ствола оказалось дегенерированным. Нервные клетки 1-го симпатического ганглия были разбросаны между нервными волокнами, преимущественно на близком расстоянии от верхнего конца ганглия, и редкие небольшие группы клеток прослеживались вплоть до вагуса. Между 1-м и 2-м ганглиями нервные клетки обычно оказывались разбросанными на всем протяжении, и эту часть нерва было очень трудно хорошо расщепить.

Симпатическая цепочка между ганглием вагуса и 3-м симпатическим ганглием разрезалась на кусочки, и каждая часть расщеплялась. Было установлено, что в опытах 1, 4, 5, 6 дегенерированных симпатических волокон нет. В опыте 2 было найдено одно большое дегенерированное волокно (от 6 до 8 μ) в расщепленном препарате 1-го симпатического ганглия. Так как его не было в симпатическом стволе выше и ниже ганглия и так как волокна такого размера не проходят из передних корешков в симпатикус, то можно спокойно считать его оторвавшимся от спинального нерва. Таким образом, в этих пяти случаях перерезка передних корешков 1-го спинального нерва не вызвала дегенерации ни одного волокна в симпатическом стволе. Эти результаты подтверждают наше заключение, основанное на экспериментах с лягушкой (Langley a. Orbeli, 1910). Мы нашли, что 1-й спинальный нерв не имеет влияния ни на зрачок, ни на сердце, и заключили, что этот нерв не посылает волокон к симпатикусу.

Однако в одном случае (опыт 3) была отмечена легкая дегенерация. В симпатикусе немного выше 1-го ганглия (в области, где находится много нервных клеток) оказались три отчетливо дегенерированных волокна. Мы считаем, что прежде диаметр одного из этих волокон был около 4 μ, а двух других — от 3 до 4μ; кроме этих волокон, было еще три с несколькими желтыми зернами, которые могли быть дегенерированными волокнами около 2 μ в диаметре. В 1-м симпатическом ганглии было приблизительно такое же число дегенерированных волокон. Мы, однако, не смогли проследить эти волокна до 1-го спинального нерва. В кусочках rami communicantes, которые оставались связанными с 1-м симпатическим ганглием, дегенерации не было. Факт этот не может быть решающим, так как при отделении ганглия от нерва мог остаться связанным с нервом небольшой пучок веточек, содержащий дегенерированные волокна. Все же этот опыт убеждает, что дегенерация не зависела от перерезки 1-го спинального нерва. Далее, два маленьких дегенерированных волокна были найдены в rami 2-го спинального нерва, хотя в самом нерве (при несколько беглом исследовании) дегенерация не была обнаружена.

Перерезка корешков 2-го спинального нерва с некоторой частью корешков 3-го нерва. Были проделаны 2 опыта на жабах: в одном из них (опыт 7) корешки 2-го нерва перерезаны за 45 дней, в другом (опыт 8) корешки 2-го нерва и часть корешков 3-го нерва перерезаны за 42 дня.

Повреждение корешков 3-го нерва было случайным. При расщеплении кусочка 3-го нерва были найдены дегенерированные волокна, хотя и в небольшом количестве.

Число дегенерированных волокон, найденных в симпатикусе, приведено в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Место перерезки	Число дегенерированных волокон	
	опыт 7	опыт 8
Между вагусом и 1-м ганглием . . .	1*	0
» 2-м и 3-м ганглиями	22	18—20
» 3-м и 4-м »	—	16
Чревные нервы	10	4**
Между 4-м и 5-м ганглиями	7	12
» 5-м и 6-м »	2	10
» 6-м и 7-м »	0	6
» 7-м и 8-м »	0	1
» 8-м и 9-м »	0	0

Примечание. * — одно слегка зернистое волокно без миелиновых капель могло быть дегенерировано; ** — волокна находились в веточках, идущих из области 4-го ганглия.

1-й и 2-й ганглии слились — в верхней части сложного ганглия, т. е. в области 1-го, находилось несколько дегенерированных волокон. Во 2-м нерве было очень много дегенерированных волокон, но все же меньше половины; в большинстве волокон дегенерация зашла не так далеко, как в симпатикусе. 1-й и 4-й нервы были нормальны, 3-й нерв в опыте 8 содержал, как уже сказано, несколько дегенерированных волокон. Спинальные нервы были только грубо расщеплены.

Некоторые из сосчитанных волокон содержали желто-коричневые зерна, но без миелиновых глобул. В опыте 8 расщепление было проделано менее полно, чем в опыте 7, поэтому возможно, что числа в нем слегка занижены.

Следует отметить одно несоответствие в результатах. В опыте 8 можно было бы ожидать большего числа дегенерированных волокон между 2-м и 3-м ганглиями и в чревных нервах, чем в опыте 7. Получилось ли это несоответствие из-за какой-нибудь ошибки с нашей стороны или вследствие индивидуальных различий у разных животных, сказать трудно. Но определенные выводы из этого факта могут быть сделаны.

Мы можем с достаточным основанием заключить, что у жабы передние корешки 2-го нерва содержат нервные волокна, оканчивающиеся в 1-м и до 6-го симпатических ганглиях, а также некоторое количество волокон, оканчивающихся в ганглиях, расположенных по ходу чревных нервов. 6-й ганглий посылает нервные волокна к верхним почечно-генитальным артериям. В наших опытах на лягушках мы специально не изучали действие 2-го нерва на эти артерии, но нашли слабый эффект при раздражении 3-го нерва. Тот факт, что у жабы два волокна были найдены проходящими от 2-го нерва к 6-му ганглию, заставляет предположить, что 2-й нерв, во всяком случае иногда, может оказывать слабый эффект на верхние почечно-генитальные артерии. Мы можем, следовательно, с достаточной уверенностью вывести заключение, что передние корешки 3-го нерва содержат нервные волокна, которые оканчиваются во всех ганглиях симпатической цепочки, возможно только за исключением 9-го. Нужно напомнить, что одним из нас (Langley, 1910) при раздражении 3-го нерва наблюдались местные сокращения некоторых артерий перепонки лягушки.

Оказывается, что в общем число волокон, отдаваемых каждым нервом последовательно расположенным ганглиям, уменьшается в направлении вниз от гомологичного ганглия.

Мы видели, что в опыте 8 не было найдено дегенерированных волокон в симпатической цепочке в месте ее связи с вагусом, а в опыте 7 было найдено только одно такое волокно. Дегенерацию можно проследить на значительном расстоянии в нисходящих волокнах, о чем свидетельствует сохранение у них на всем пути миелиновой оболочки. Поэтому вполне вероятно, что восходящие волокна, заканчивающиеся в ганглиях вне симпатической цепочки, могли бы сохранить свой миелин на коротком пути вверх до вагусного ганглия. Следовательно, мы можем считать вероятным, что практически все восходящие волокна заканчиваются в ганглиях симпатической цепочки, так, как это происходит у млекопитающих. В отношении ускоряющих нервов сердца это заключение было выведено еще раньше (Langley a. Dickinson, 1890) из наблюдений над действием никотина.

Перерезка 6-го нерва центрально от его ramus. Главный интерес наблюдений над 6-м нервом заключался в определении того, как далеко волокна его ramus тянутся вверх по симпатическому стволу и посылает ли он волокна к чревному нерву.

6-й нерв был перерезан вне позвоночного столба, центрально от ramus communicans, так что дегенерация была вызвана как в волокнах, возникающих в спинальном ганглии, так и в волокнах, идущих от спинного мозга. Дегенерация протекала в следующие сроки:

Жаба	Лягушка
Опыт 9 — 51 день	Опыт 13 — 42 дня
» 10 — 52 дня	» 14 — 43 »
» 11 — 52 »	» 15 — 46 дней
» 12 — 52 »	» 16 — 48 »

У жабы не было обращено специального внимания на rami communicantes. У лягушки же они были расщеплены, и во всех опытах

было найдено значительное число дегенерированных волокон. В опыте 13, однако, преобладали нормальные волокна. Мы можем отсюда заключить, что, как правило, ramus 6-го нерва содержит значительно больше постганглионарных волокон, чем преганглионарных.

Ни в одном случае не было отмечено признаков дегенерации в симпатикусе ниже 4-го ганглия, не считая волокон, отчетливо идущих к чревному нерву. Следовательно, отсюда можно заключить, что, по всей вероятности, 6-й нерв не дает волокон к 4-му или к другому выше лежащему ганглию.

Условия опытов были различными. Результаты их сведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Животное	№ опыта	Число дегенерированных волокон		Примечания
		между 5-м и 6-м симпатическими ганглиями	в чревных нервах	
Жаба	9	Несколько (не считано).	1	
	10	4—5	0	
	11	Мелкие гранулы в некоторых волокнах; дегенерация зашла так далеко, что считать нельзя.	0	В веточке от 5-го ганглия к почечно-генитальной артерии было 1 дегенерированное волокно.
	12	Несколько (не считано).	0	В ветвях от 6-го ганглия к почечно-генитальным артериям было от 4 до 6 дегенерированных волокон.
Лягушка	13	—	0	Одно большое дегенерированное волокно (6—8 μ в диаметре) в ветви, направляющейся от 6-го ганглия к почечно-генитальным артериям.
	14	12 (или больше). Дегенерация зашла слишком далеко — точно считать нельзя; большее количество волокон видно в симпатикусе, чем в rami.	4	
	15	0	0	
	16	Несколько.	1 или 2 выше 5-го ганглия, которые, может быть, шли или к чревному нерву, или к верхним почечно-генитальным артериям.	

Стало ясным, что 6-й нерв иногда не посылает ни одного волокна вверх к симпатикусу, а иногда он посылает только несколько волокон — двенадцать или немного больше. Направляющиеся вверх волокна, как правило, не продолжаются в чревном нерве подобно миелинизированным нервам; вероятно, одно или два из них направляются к верхней почечно-

генитальной артерии, а большинство — оканчивается, соединяясь с клетками 5-го ганглия. Размеры некоторых волокон в почечно-генитальных нервах указывают на их афферентную природу.

Дегенерированные волокна во всех случаях направлялись вниз к 8-му ганглию и к 9-му, если он не был спаян с 8-м. Число нисходящих волокон варьирует; максимальное число, наблюдавшееся между 6-м и 7-м ганглиями, было около 22. Число их уменьшается по направлению вниз; как правило, между 8-м и 9-м ганглием находили около 5 волокон. В большинстве случаев нижние почечно-генитальные артерии не имели дегенерированных волокон.

Перерезка 8-го нерва центрально от его ramus. Операция произведена на 8 жабах и 2 лягушках. У всех животных расщеплялись 8-й симпатический ганглий и симпатический ствол над ним и под ним; у лягушки, кроме того, был также расщеплен ramus. Число дегенерированных волокон в ганглии в большинстве опытов не могло быть точно подсчитано. Результаты представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Животное	№ опыта	Время после перерезки (в днях)	Число дегенерированных волокон в n. sympathicus			Число дегенерированных волокон в nn. pelvici и pudendi диаметром (в μ):		
			между 7-м и 8-м ганглиями	в 8-м ганглии	между 8-м и 9-м ганглиями	5—8	около 4	около 2
Жаба	17	43	1 *	3	2 Разбросаны нервные клетки.	2	1	1 (?)
	18	45	0	Несколько.	Около 6	0	0	0
	19	48	0	Несколько.**	Около 20	2 ***	1	0
	20	48	—	Несколько. **	Около 20	4	0	0
	21	51	0	Мало.	Мало.	0	0	0
	22	52	—	—	Около 8	0	0	0
	23	52	1 *	1 *	0	0	0	0
	24	53	—	—	1—3 Дегенерация зашла очень далеко.	1	0	0
Лягушка	25	20½	0	0	0	0	1 (?)	0
	26	46	0	0	0	1	0	0

Примечание. * — эти волокна были диаметром около 4 μ, в других случаях не были сосчитаны волокна разной величины; ** — повреждение 8-го нерва распространяется до ганглия; *** — нижняя маленькая ветвь, отходящая от n. ischiadicus, может быть принадлежащая plexus ischio-coccygeus, имеет 4 дегенерированных волокна диаметром больше 4 μ; в некоторых случаях исследовалась первая ветвь, отходящая от n. ischiadicus ниже тех, которые образуют n. pelvicus и n. pudendis, она содержала около 30—50 дегенерированных волокон.

Сначала рассмотрим опыты на лягушке. Из них ясно, что 8-й нерв отличается от 2-го, 3-го и 6-го нервов по своему отношению к симпатикусу. Даже при выраженном смещении в сторону заднего типа расположения нервов он или вовсе не дает волокон к симпатикусу, или посылает их очень немного. Результаты получились такие, какие и следовало ожидать на основании прежних опытов с раздражением нервов. Однако ряд вопросов, возникших тогда, остался не решенным до конца.

В опыте 25 ramus 8-го нерва не содержал дегенерированных волокон. В опыте 26 кусочек нерва, вырезанный из середины ramus, содержал 1 дегенерированное во-

локно около 4 μ и 5 меньших дегенерированных волокон, которые были собраны в маленький нервный пучок. Эти дегенерированные волокна не удалось проследить далее ни в одном направлении. Центральный конец 8-го нерва вместе со связанным с ним кусочком ramus был расщеплен, причем оказалось, что все видимые волокна ramus были нормальны и легко отличались от дегенерированных волокон 8-го нерва. Пояснично-крестцовое сплетение относилось к срединному типу (Langley a. Orbeli, 1910; см. также настоящий том, стр. 9), причем 10-й нерв был больше, чем 7-й.

У жабы было несколько иначе. Здесь ни в одном опыте не было полного отсутствия дегенерации в 8-м ганглии, хотя в одном случае было найдено лишь одно дегенерированное волокно, а в другом — только три. Это показывает, что у жабы 8-й нерв обычно посылает несколько волокон к симпатикусу. Некоторые из дегенерированных волокон были явно афферентными, так как они имели 5 и 7 μ в диаметре; о других нельзя сказать с достоверностью, были ли они афферентными или эфферентными. Более частое по сравнению с лягушкой присутствие преганглионарных симпатических волокон в 8-м нерве у жабы можно было ожидать вследствие различия, существующего в пояснично-крестцовом сплетении у этих животных. У жабы 7-й нерв относительно меньше, чем у лягушки, а 8-й, наоборот, больше. Хотя опыты и указывают на то, что 8-й нерв жабы обычно посылает к симпатикусу несколько волокон, все же нужно помнить о двух фактах, относящихся сюда. 8-й ганглий имеет иногда мигрирующие нервные клетки, распространяющиеся вдоль на короткое расстояние вверх и вниз от 8-го нерва. Если при перерезке 8-го нерва разрез проходит кнаружи от такой нервной клетки и ее постганглионарные волокна миелинизированы, то в этом случае обнаружится некоторая дегенерация в симпатикусе. Обычно нерв перерезался на расстоянии 3 или 4 мм от симпатического ганглия, но в тех опытах (19 и 20), где отмечена наибольшая дегенерация в симпатикусе, перерезка была произведена ближе к ганглию и травматическая дегенерация доходила до его верхнего конца.

До сих пор мы исследовали симпатическую систему. В случае 8-го нерва возник вопрос: не посылает ли он нервные волокна к мочевому пузырю и прямой кишке в составе крестцовых автономных нервов, а не в составе симпатикуса?

Методом раздражения мы нашли, что у лягушки эфферентные крестцовые автономные волокна обычно отсутствуют. Методом дегенерации мы только попытались в первом приближении дать ответ на этот вопрос. При иссечении нервов для исследования ветки, отходящие от пояснично-крестцового сплетения, перерезались в нескольких миллиметрах от сплетения, но периферическое распределение ветвей не было установлено, так что в большинстве случаев оставалось неясным, доходят ли они до мочевого пузыря или прямой кишки (nn. pelvici) или до компрессора клоаки и наружного sphincter ani (nn. pudendi). Под микроскопом первые легко отличить благодаря содержанию небольшого количества нервных волокон диаметром, превышающим 4 μ. Но так как одна нервная ветвь может содержать волокна и n. pelvicus, и n. pudendis, то мы считаем правильнее давать число дегенерированных волокон, найденных во всех ветвях вместе.

Как видно из табл. 3, ни в одном из 10 опытов не было случая дегенерации ни в n. pelvicus, ни в n. pudendis волокон диаметром около 2 μ, т. е. такой величины, которую имеют большинство эфферентных [2] автоном-

---

[2] Мы говорим об эфферентных автономных волокнах, чтобы избежать неправильного понимания, хотя афферентные волокна в настоящее время не могут быть разделены на автономные и соматические.

ных волокон. Однако в пяти, а возможно и в шести случаях было обнаружено одно или больше волокон диаметром, превышающим 2 μ, но большинство их были, несомненно, не эфферентные автономные волокна; они могли бы быть или афферентными волокнами nn. pelvici и nn. pudendi или эфферентными волокнами для поперечнополосатых мышц от nn. pudendi. Мы не могли заметить связи между наличием или отсутствием дегенерированных волокон и типом пояснично-крестцового сплетения.

Перерезка 9-го нерва центрально от его ramus. Операция была выполнена на двух жабах (опыты 27 и 28). Время для дегенерации в каждом случае равнялось 44 дням. Эффект, полученный на волокнах pl. ischio-coccygeus, был совершенно иным по сравнению с эффектом перерезки 8-го нерва. Громадное большинство волокон pl. ischio-coccygeus дегенерировало. Число неповрежденных волокон различалось в двух опытах и зависело от размеров 10-го нерва.

В опыте 27 пояснично-крестцовое сплетение не получало ветви от 10-го нерва; в nn. pudendi и nn. pelvici было найдено только 10 нормальных волокон, причем семь из них были в той веточке, которая ответвлялась от 9-го нерва до его слияния с 8-м, и пять из них были тесно связаны вместе; возможно, что они вышли из симпатического ганглия.

В опыте 28 10-й нерв посылал ветвь к пояснично-крестцовому сплетению и количество нормальных нервных волокон в pl. ischio-coccygeus было более многочисленным. Анатомически сплетение образуется из 9-го и 10-го нервов так, что мало вероятно, чтобы нормальные нервные волокна относились к 8-му нерву.

Что касается симпатических волокон, то только в одном случае не было найдено дегенерации в 9-м ганглии; в других случаях 9-й ганглий содержал одно дегенерированное волокно от 6 до 8 μ в диаметре, одно — от 2 до 3 μ и два или три волокна с желтыми гранулами, которые могли быть остатками дегенерированных волокон диаметром 2 μ. Веточку не удалось достаточно расщепить, но несколько нормальных волокон было прослежено от ветви до центрального конца 9-го нерва, причем наибольшее число их проходило по периферии. Кроме волокон, идущих от ramus, в 9-м нерве не было видно ни одного нормального волокна.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И ЗАМЕЧАНИЯ

Дегенерация вследствие перерезки нерва наблюдалась главным образом на жабах. Сравнивая полученные результаты с данными экспериментов на лягушках, нужно принимать во внимание, что спинальные нервы хотя и подобны у этих двух видов животных, но точно не совпадают.

Перерезка корешков 1-го спинального нерва в пяти случаях из шести не вызвала дегенерации в симпатическом нерве. В одном случае была отмечена легкая дегенерация, но центральная связь дегенерированных волокон не была прослежена.

Перерезка корешков 2-го спинального нерва (один случай) вызвала дегенерацию вплоть до 1-го симпатического ганглия и одного нервного волокна выше него: она вызвала и нисходящую дегенерацию вплоть до 6-го ганглия, но только двух волокон между 5-м и 6-м ганглиями.

Перерезка корешков 2-го и части 3-го спинального нерва (один случай) вызвала дегенерацию вверх — до 1-го симпатического ганглия, но не выше его; вниз дегенерацию можно было проследить до 8-го ганглия, но опять только одно дегенерированное волокно было найдено между 7-м и 8-м ганглиями.

Мы заключили, что восходящие волокна оканчиваются в нервных клетках симпатической цепочки и волокна, идущие к черепным нервам, являются постганглионарными.

Перерезка 6-го нерва центрально от его ramus communicans не вызвала дегенерации выше 5-го симпатического ганглия; у жабы (в четырех случаях) было несколько дегенерированных волокон, восходящих до 5-го ганглия; у лягушки в одном случае не было восходящей дегенерации и в четырех — была некоторая дегенерация, варьирующая по величине. Несколько дегенерированных волокон (от одного до четырех) были найдены в чревных нервах. Вниз дегенерация распространялась до 9-го симпатического ганглия.

Перерезка 8-го нерва у жабы вызвала дегенерацию в 8-м симпатическом ганглии и ниже; число дегенерированных волокон в разных случаях было различным. У лягушки (два случая) дегенерированных волокон в симпатикусе найдено не было. Несмотря на то, что эти результаты подтверждают, что 8-й нерв у жабы имеет преганглионарные симпатические волокна чаще, чем у лягушки, эксперименты еще не могут считаться вполне доказательными.

Перерезка 8-го нерва не вызвала четкой дегенерации в мелких миелинизированных волокнах pl. ischio-coccygeus, т. е. в тех, которые имели в диаметре 2 μ, но несколько более крупных волокон в некоторых опытах были найдены дегенерированными. Мы заключили, что в случаях, когда 8-й нерв не имел сакральных автономных волокон, те несколько дегенерированных волокон, которые иногда попадались, были, вероятно, волокнами, идущими от сплетения к ветвям. nn. pudendi.

Перерезка 9-го нерва в одном опыте не привела к дегенерации в симпатическом нерве; в других опытах было найдено 3 или 4 дегенерированных волокна. Эта перерезка вызвала почти полную дегенерацию в pl. ischio-coccygeus, кроме тех участков его, где волокна, очевидно, получались от 10-го нерва.

Результаты, приведенные выше, подтверждают в целом те заключения, которые мы вывели из наших наблюдений над эффектами раздражения нервов. Они показывают, что существует разрыв между зонами выхода из центральной нервной системы черепных автономных и симпатических нервов, и дают, кроме того, доказательства, хотя менее ясные, что есть также разрыв между местом выхода симпатических и сакральных автономных нервных волокон. Путь прохождения нервных волокон из некоторых спинальных нервов к симпатическим таков, каким он рисовался на основании прежде полученных экспериментальных фактов. Наличие некоторого несоответствия в деталях требует дальнейших наблюдений, которые покажут, является ли это несовпадение следствием разницы в организации жабы и лягушки или следствием какой-либо неточности в том или ином методе исследования.

Литература

Langley J. N. (1909), Journ. of Physiol., v. 38, pp. 511, 512.
Langley J. N. (1910), Journ. of Physiol., v. 41, p. 483.
Langley J. N. a. W. L. Dickinson (1890), Journ. of Physiol., v. 11, p. 278.
Langley J. N. a. L. A. Orbeli (1910), Journ. of Physiol., v. 41, p. 450.
Mayer S. (1878). Sitzb. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 77, Abt. 3.



ВЛИЯНИЕ МОЛОЧНОЙ КИСЛОТЫ НА КРИВУЮ ДИССОЦИАЦИИ КРОВИ[1]

Бор (Bohr, Hasselbalch a. Krogh, 1903) показал, что углекислота обладает замечательным свойством вызывать изменение сродства крови к кислороду.

Недавно Баркрофт и Камис (Barcroft a. Camis, 1909—1910) наблюдали, что сродство к кислороду растворов гемоглобина зависит от неорганических солей, присутствующих в растворе.

Возник вопрос: является ли влияние углекислоты на кривую диссоциации крови специфическим или оно представляет только частный случай общего ионного влияния, наблюдавшегося Баркрофтом и Камисом?

В настоящей статье будет показано, что по крайней мере одна из органических кислот, молочная кислота, может действовать так же, как углекислота, и что это влияние имеет определенное физиологическое значение.

Определение диссоциационных кривых, представленных ниже, было выполнено методом, до настоящего времени еще не описанным.

Ставится ли опыт на мелком животном (чьи кривые желательно определять от времени до времени) или на человеке, метод, требующий взятия одновременно больше 1 или 2 см^3 крови, непригоден. Для определения кривой необходимо ограничиться этим (1—2 см^3) количеством крови.

Метод, описанный Баркрофтом и Камисом, содержит источник ошибок, указанный ими самими. Он заключается в том, что количество углекислоты, которое необходимо ввести в сатуратор, чтобы создать определенное напряжение ее, зависит от неизвестных факторов, содержащихся в крови. Эти неизвестные факторы определяют, какое количество углекислоты поглощается кровью из газовой смеси в сатураторе или отдается ею. Подобного затруднения можно избежать, если пользоваться столь малым количеством крови в сравнении с объемом сатуратора, при котором любое изменение в газовом составе крови не изменит состава газовой смеси в сатураторе.

При помощи нижеописанного метода[2] шесть или семь точек диссоционной кривой могут быть легко определены из 1.5 см^3. Необходимое для этого количество дефибринированной крови можно получить от любого животного.

Употреблялся сатуратор (тонометр) емкостью около 250 см^3. Он представляет собой стеклянный баллон, форма которого показана на рис. 1. С одного конца сатуратор закрыт резиновой пробкой, с другого к нему присоединяется при помощи трехходового крана трубка, служащая для соединения с пипеткой. Просвет трубки не должен превышать 2 мм. Кончик пипетки должен быть точно подогнан к требуемым размерам.

---

[1] В соавторстве с Дж. Баркрофтом (J. Barcroft). Journ. of Physiol., v, 41, № 5, 1910, p. 355. (*Ред.*).

[2] Методика насыщения крови приводится с некоторыми сокращениями. (*Ред.*).

В начале опыта сатуратор должен быть абсолютно сухим. Он заполняется ртутью, и через пипетку в него вводится азот до тех пор, пока вся ртуть не будет вытеснена. Тогда сатуратор закрывается пробкой. После заполнения сатуратора азотом в него вводится из газовой бюретки рассчитанное количество углекислоты, примерно на 4% превышающее тот объем, который необходим, чтобы воспроизвести в сатураторе альвеолярное давление CO_2 или любое другое заданное давление. Небольшой избыток давления в сатураторе помогает взять пробу газа для анализа в аппарате Холдена.

В газовой пробе измеряется содержание кислорода, азота и углекислоты, в сатураторе отмечается избыточное давление газа. Очень желательно, чтобы это давление было измеримым; обычно оно составляет около 20 мм рт. ст. Положительное давление легко измеряется путем уравнивания уровня ртути в резервуаре аппарата Холдена с мениском ртути в газовой пипетке. Отсчеты шкалы пипетки переводятся в миллиметры.

Затем в сатуратор вводят кровь. Она проталкивается через пипетку при помощи шприца. Предварительно мертвое пространство пипетки и крана заполняется небольшим количеством ртути. Сатуратор погружается в водяную баню, внутри которой находятся две ручки с крючками, закрепляющими концы сатуратора и не позволяющими ему всплывать, когда баня наполнена водой (рис. 1). Шейка сатуратора охватывается шнурком; если потягивать поочередно концы шнурка, то сатуратор вращается в бане и кровь распределяется равномерной пленкой по поверхности стекла. Температура бани — 38° С.

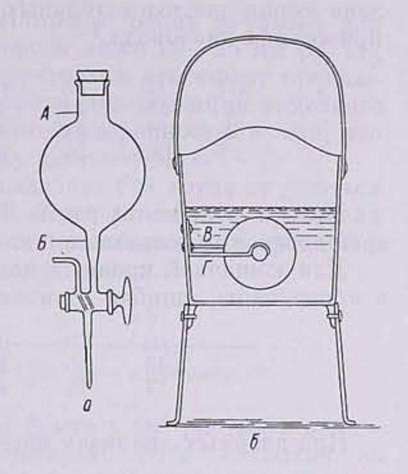


Рис. 1. Общий вид сатуратора (*а*) и водяной бани с погруженным в нее сатуратором (*б*).

А, *Б* — места закрепления на сатураторе держателей водяной бани; *В*, *Г* — держатели водяной бани. Сатуратор в бане располагается горизонтально.

После 10 мин. вращения, что достаточно для приведения крови в равновесие с газом, сатуратор освобождается от крючков и еще под водой располагается вертикально. Кровь собирается около конца В, где только небольшая поверхность ее контактирует с газом. Затем сатуратор вынимается из бани. Кран открывается. Избыток давления внутри сатуратора выталкивает сначала ртуть, а за ней кровь. Ртуть с каплей крови выливают. Если в пипетке окажутся следы жира, то, прежде чем выпускать жидкость из сатуратора, лучше всего наполнить его ртутью, чтобы удалить весь воздух, иначе крохотные пузырьки воздуха могут прилипнуть к стеклу и воздействовать на кровь.

Когда пипетка заполнена кровью, кран поворачивают на 90° и кончик пипетки помещают под раствор аммиака в склянку для сбора проб крови. Дальнейший поворот крана еще на 90° заставляет кровь вылиться под раствор аммиака без соприкосновения с воздухом. Затем в сатуратор вводят из газовой пипетки рассчитанное количество кислорода и весь цикл операций повторяется. Так определяют точку за точкой на кривой.

Ранее отмечалось, что можно пренебречь изменениями, производимыми кровью в атмосфере сатуратора. Газовый состав ее по окончании эксперимента должен определяться исходными данными и количествами

кислорода, последовательно вносившимися в тонометр. Метод оказался удовлетворительным в этом отношении; два определения обычно совпадали в пределах 1 мм давления кислорода. При заключительном расчете нужно помнить, что давление в сатураторе уменьшено за счет проб, взятых для газового анализа. Это давление можно измерить в пипетке аппарата для газового анализа. При использовании этого метода число необходимых газовых анализов сократилось до двух.

Употреблявшийся аппарат для анализа газов крови является видоизмененным дифференциальным аппаратом для анализа 0.1 см³ крови, описанным Баркрофтом и Робертсом (Barcroft a. Roberts, 1909—1910).

Оценим теперь точность примененного нами метода. Ниже представлена серия последовательных анализов крови овцы при различных напряжениях кислорода.[3]

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
4	23	24	27	44	48	66	67	80
2	18	24	28	46	49	66	73	80
2.5	18.5	25	31	—	—	70	—	—

Предел колебаний равен 6%. Следовательно, можно считать, что погрешность в отдельных анализах составляла до 3%.

Для кошачьей крови, в которой содержится меньше гемоглобина, чем в крови овцы, ошибка становится пропорционально больше.

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
13	15	36	65	71	78	89
17	19	43	67	76	79	90

При двойных анализах крови человека получены следующие величины:

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
78	82	61	77	83
79	80	62	79	84

Приводим также сравнение метода в данной его модификации со старым: при напряжении кислорода в 20 мм мы получили насыщение крови по новому методу 27.5%, по старому — 30%. В другом случае кровь подвергалась анализу в аппарате для 1 см³ и дала 88.7% насыщения; та же кровь в двух маленьких аппаратах дала 88 и 89%.

Газоаналитический аппарат был переносного типа, описанного Холденом.

ОПЫТЫ С ДЕФИБРИНИРОВАННОЙ КРОВЬЮ

Первые опыты мы проделали с дефибринированной кровью овцы. Мы начали работу с нормальной кровью, купленной у мясника и процеженной через кисею. Были определены следующие точки:

T	26		47		67	89
S	29, 30, 33	в среднем 31	68, 72, 68	в среднем 70	87	94

Примечание. Здесь и всюду далее *T* — напряжение кислорода (в мм рт. ст.), а *S* — насыщение крови кислородом (в %).

[3] Цифры в скобках обозначают серию последовательных анализов, остальные цифры выражают насыщенность крови кислородом (в %) для трех или двух точек данной пробы. (*Ред.*).

Эти точки, две из которых представляют среднее из трех определений, хорошо ложатся на кривую, данную Баркрофтом и Камисом (Barcroft a. Camis, 1909—1910; fig. 4, p. 126) для крови овцы при 40 мм напряжения CO_2 (напряжение, при котором сделаны все определения в настоящей работе). При тех же напряжениях кислорода в предыдущем исследовании получены следующие величины процента насыщения:

T	26	47	67	89
S	30	74	87	94

Ясно, что эта кривая характерна для крови овцы при напряжении кислорода выше 25 мм рт. ст.

Метод, применявшийся Баркрофтом и Камисом, очень неудобен для определения точек в зоне напряжения кислорода ниже 20—25 мм рт. ст., так как кровь, помещенная в маленькие сатураторы в атмосферу продажного азота, сама выделяла достаточно кислорода для создания заметного его напряжения. Поэтому не было достаточной уверенности в том, что кривая остается такой же и при очень низких напряжениях.

Метод, примененный в данной работе, позволяет без труда спуститься вниз по кривой до напряжений кислорода 5—7 мм рт. ст. Мы проделали по три очень тщательных определения при напряжениях кислорода 7 и 19.5 мм рт. ст. и получили следующие результаты:

T	7	19.5
S	2; 2.5; 4 — в среднем 3.	18; 18.5; 23 — в среднем 20.

Чтобы исследовать действие кислоты, мы брали 1 $см^3$ раствора молочной кислоты (который содержал приблизительно 75% кислоты) на 100 $см^3$ крови. Молочная кислота разводилась в 3 $см^3$ рингеровского раствора и понемногу прибавлялась к крови при постоянном встряхивании. Были получены следующие результаты:

T	25	47.5
S	14	45

Ясно, что сродство крови к кислороду сильно уменьшилось. Количество добавленной кислоты было слишком велико, поэтому проведенный опыт следует рассматривать как предварительный. Кровь оказалась кислой на лакмус.

В следующем опыте мы прибавили 0.1 $см^3$ раствора молочной кислоты на 100 $см^3$ крови и получили такие результаты:

T	25.5	47	66.5
S	18	50.5	71

Сравнение этих данных (рис. 2, *3*) с величинами, полученными для нормальной крови, показывает, что диссоциационная кривая заметно снизилась.

Мы смешали равные количества крови, взятой из предыдущего опыта, и нормальной овечьей крови так, что 100 $см^3$ смеси содержали 0.05 $см^3$ добавленной молочной кислоты, или около 0.04%. Теперь были получены следующие цифры:

T	25.5	47	67	88
S	24	56	80	88

Сравнение кривых (рис. 2) показывает, что кривая крови, содержащей 0.04% молочной кислоты, располагается между кривой нормальной крови и кривой крови, содержащей 0.08% молочной кислоты, но ближе к этой последней. Эти кривые совершенно аналогичны тем, которые были бы получены при прибавлении к крови возрастающих концентраций CO_2.

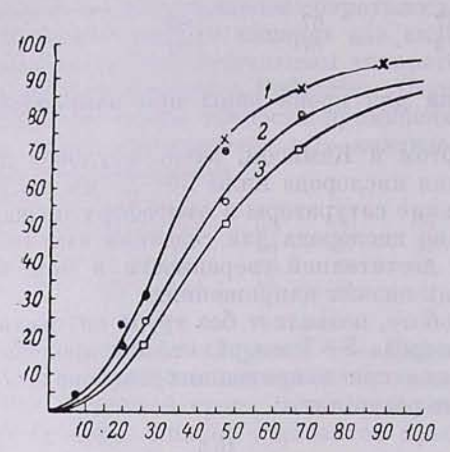


Рис. 2. Влияние молочной кислоты на диссоциационные кривые крови овцы.

По оси абсцисс — давление O_2 (в мм рт. ст.); *по оси ординат* — количество оксигемоглобина (в %). *1* — нормальная кровь (*крестики* — добавление молочной кислоты непосредственно перед определением); *2* — кровь с добавлением 0.04%-й молочной кислоты; *3* — кровь с добавлением 0.08%-й молочной кислоты.

Рис. 3. Общий вид аспиратора.

Объяснения в тексте.

ОПЫТЫ НА ЖИВОТНЫХ

Известно (Araki, [1891—1894]?), что при асфиксии в крови животного выделяется молочная кислота. Мы решили выяснить, может ли полное или частичное прекращение снабжения организма кислородом вызвать в крови изменения, достаточные для того, чтобы они отразились на кривой диссоциации.

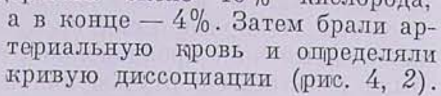
Животным давали дышать воздухом, содержащим постепенно уменьшающееся количество кислорода. В работе с ними мы применяли следующий метод. Под уретановым наркозом животному вводилась Т-образная трахеальная канюля, на горизонтальную часть которой надевалась резиновая трубочка с зажимом, а к концу этой трубочки присоединялись два клапана Шово (рис. 3, *А*). Эти клапаны были связаны с сосудом типа аспиратора, объемом около 13 л. Сосуд имел близко от дна отверстие, через которое могла выливаться вода; к этому отверстию присоединялась выходная трубка. Если эта выходная трубка была повернута вертикально, то она являлась манометром. Сосуд наполовину наполнялся водой через воронку *Б*, вставленную в резиновую пробку. Стеклянная трубка *В*, с краном, ведущая от цилиндра с азотом *Д*, проходила через воронку и фиксировалась при помощи кусочка резиновой трубки *Г*. Путем вытеснения азотом части воды можно было составлять различные смеси из воздуха и азота, содержащие вплоть до 10% кислорода.

Газовая смесь, вдыхаемая животным из сосуда, затем выдыхалась им во внешний воздух, но она замещалась в сосуде азотом из цилиндра, так

что уровень воды в манометре оставался всегда приблизительно равным уровню в сосуде.

Результаты опыта иллюстрируются рис. 4.

В опыте с кошкой I мы сначала ограничили поступление кислорода путем частичного пережатия трахеи. Когда артериальная кровь стала темной, трахея была освобождена, и животное дышало из сосуда в течение 15 мин. Вначале газовая смесь содержала около 10% кислорода,


а в конце — 4%. Затем брали артериальную кровь и определяли кривую диссоциации (рис. 4, *2*).

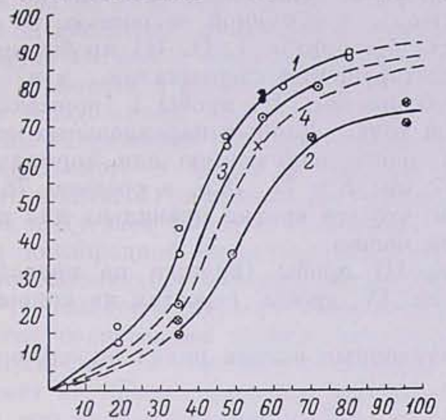


Рис. 4. Влияние асфиксии на диссоциационные кривые крови кошки.

1 — дефибринированная кровь нормальной кошки (*черные кружочки* — данные, относящиеся к кошке II перед началом опыта); *2* — кровь кошки I после частичного пережатия трахеи и 15-минутного вдыхания газовой смеси со все убывающим содержанием кислорода; *3*, *4* — кровь кошки II после 15- и 21-минутного вдыхания газовой смеси. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

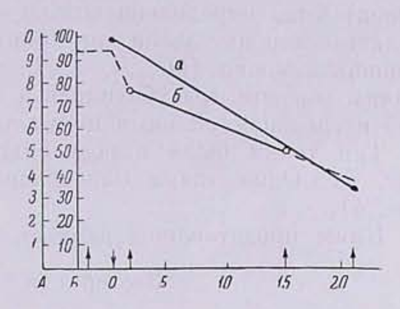


Рис. 5. Зависимость между содержанием кислорода во вдыхаемом воздухе (*а*) и насыщением артериальной крови (*б*).

По оси абсцисс — время от начала опыта (в мин.); *по оси ординат*: *А* — содержание кислорода в воздухе (в %), *Б* — насыщение артериальной крови (в %). *Стрелки*: *вверх* — пробы артериальной крови; *вниз* — начало вдыхания газовой смеси.

Самая верхняя кривая (рис. 4, *1*) получена от нормального животного, которое было убито разрушением мозга и обескровлено. Кривая диссоциации крови была сразу определена по следующим точкам:

T	18.5	35	47.5	62.5	80
S	13 17	36 43	65 67	80.5 —	89 90

Если принять во внимание, что у обеих кошек в норме были одинаковые кривые диссоциации, то изменение, произведенное асфиксией, оказалось очень большим, значительно бо́льшим, чем мы предполагали.

В следующем опыте мы уже довольствовались более легким воздействием для создания частичной асфиксии. В сущности термин «частичная асфиксия» едва ли даже можно применить. Пережатие трахеи не производилось. Животному давали дышать газом с постоянно уменьшающимся процентом кислорода в течение 21 мин. (рис. 4, *3*, *4*). Мы старались количественно выразить степень кислородной недостаточности по составу вдыхаемого газа и насыщению артериальной крови кислородом (рис. 5).

Исходный воздух содержал 10% кислорода, в конце, через 21 мин. дыхания газовой смесью, в нем было всего 3.6%. Дыхание за все время опыта было равномерным, и, следовательно, мы могли грубо подсчитать процент кислорода во вдыхаемом воздухе в любой период опыта. Через

21 мин. животное начало проявлять признаки общего нарушения жизнедеятельности, и опыт был прекращен.

Анализ артериальной крови (проба I), которая была почти полностью (на 95%) насыщена кислородом, показал, что через 1.5 мин. дыхания газовой смесью насыщение снизилось до 78% (проба II), а через 15 мин. было уже только 52% насыщения (проба III). Последняя (IV) проба, к несчастью, во время анализа свернулась; она была еще заметно темнее, чем III проба. Если процесс шел с постоянной скоростью, то степень насыщения крови должна была быть 40%. I, II, III пробы крови были взболтаны с ртутью для предотвращения свертывания, и в них были определены точки кривых диссоциации. Из пробы I (нормальная кровь) была определена только одна точка. Данные параллельных определений хорошо легли на кривую, ранее полученную для нормальной кошачьей крови (рис. 4, *1*; $T = 57$ мм; $S = 77$, 78.5, в среднем 78%). Таким образом, мы убедились в том, что эта кривая правильна для каждой исследованной нами нормальной кошки.

Три точки были определены из III пробы (кружки на кривой *3*, рис. 4). Одна точка определена из IV пробы (крестик на кривой *4*, рис. 4).

Ниже представлены данные, полученные в трех рядах определений:

	Кислород (в %) во вдыхаемом воздухе	Кислород (в %) в артериальной крови	Величины диссоциационной кривой			
Проба I	— 21	95	*T*	35	57	72
» II	— 5.6	52	*S*	37	78	86
» III	— 3.4	40	*S*	26	72	82
			S	—	66	—

При сравнении этих результатов оказывается, что с увеличением недостатка кислорода диссоциационная кривая крови (при 40 мм давления CO_2) все более и более смещается и что это смещение, вероятно, вызвано увеличением количества молочной кислоты в крови. Кривые совершенно подобны тем, которые были получены при прибавлении молочной кислоты к дефибринированной крови. Более того, сравнение трех величин, полученных при напряжении кислорода, равном 56—57 мм, показывает, что скорость накопления молочной кислоты значительно больше в последние 6 мин. опыта, когда артериальная кровь была менее чем на 50% насыщена кислородом, нежели в первые 15 мин. опыта.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

1. Наиболее очевидный вывод, который можно сделать из описанных опытов, в отношении молочной кислоты повторяет то, что было уже сказано Бором об угольной кислоте, а именно: что она является существенным участником тканевого дыхания. При кислородном голодании, когда кислород достигает капилляров при низком парциальном напряжении, молочная кислота облегчает вытеснение его из крови. Нужно иметь в виду еще, что концентрация молочной кислоты в тканях, в которых она продуцируется (и, следовательно, в капиллярах этих тканей), выше, чем в общем кровотоке.

2. Сила приведенных аргументов, однако, несколько снижается обстоятельством, имеющим важное физиологическое значение. Лучше это иллюстрировать цифрами. В опыте на кошке II, через 15 мин., как мы

уже говорили, вдыхаемый воздух содержал 6% или менее кислорода и насыщение крови было 52%. Если бы альвеолярный воздух имел тот же состав, что и вдыхаемый воздух (считая 50 мм давления водяных паров в легких), то давление кислорода в нем составляло бы 43 мм рт. ст.

Если теперь мы обратимся к диссоциационной кривой этой крови (проба III), то увидим, что едва ли возможно, чтобы эта кровь была насыщена на 52% при воздействии на нее газовой смеси, имеющей напряжение кислорода, равное 43 мм рт. ст. Если же кислород во вдыхаемом воздухе не может создать наблюдаемое насыщение крови, то еще менее это возможно в альвеолярном воздухе, напряжение кислорода которого еще более низко. Таким образом, мы встречаемся с фактом, что при 40 мм напряжения CO_2 альвеолярный воздух кошки не может обусловить наблюдаемого в опыте насыщения крови. Возможны два объяснения этого факта: 1) секреция кислорода легкими, которая, по мнению Холдена и Дугласа (Douglas a. Haldane, 1910), является активным фактором при кислородной недостаточности, и 2) уменьшение напряжения CO_2, пропорциональное накоплению молочной кислоты в крови.

Что касается первого объяснения, то все данные, на которые опирается секреторная теория, основаны на определениях кривых диссоциации окси- и карбоксигемоглобина. Мы видели, что молочная кислота влияет на кривые диссоциации оксигемоглобина. Пока сделано допущение, что кривая CO_2-гемоглобина в той же мере подвержена влиянию молочной кислоты (предположение, видимо, правильное). Однако для окончательного доказательства нужно повторить кривые диссоциации гемоглобина в присутствии O_2 и CO_2 с добавлением молочной кислоты.

Дальше, в основе работы Холдена и Смита лежит предположение, что в циркулирующей крови то, что не есть CO_2-гемоглобин, является оксигемоглобином. Это предположение не вполне верно. Несомненно, что при обычном напряжении кислорода неточность определения не существенна. Если же кислородное голодание возникает вследствие недостатка притока кислорода (в противоположность увеличению потребления его), тогда ошибка может быть очень значительна. Мы, таким образом, не можем себе ясно представить величины, которые можно использовать для обсуждения секреторной теории.

Работы последнего времени были направлены на то, чтобы показать, что деятельность дыхательного центра регулируется общей концентрацией кислоты в крови. Мы можем, следовательно, предварительно принять второе объяснение за более правильное. Необходимо еще иметь в виду, что величина, принятая для альвеолярного напряжения CO_2 (40 мм), произвольна, и прежде чем продолжать эту дискуссию, нужно проделать дальнейшие опыты.

3. В настоящей статье мы по преимуществу имели дело с животным, находившимся в покое, при котором дыхательный центр не выводился из состояния равновесия омывающей его кровью. Но нет сомнения, что наиболее важное значение действия молочной кислоты проявляется в иных условиях, когда животное развивает чрезмерную мышечную активность, когда скорость накопления продуктов обмена выходит из-под контроля дыхания. Тогда, конечно, влияние на кривую диссоциации может быть очень велико.

Наиболее выгодными для животного будут условия, когда вследствие одышки давление кислорода в альвеолярном воздухе будет высоким и кислота, оказывая слабое влияние на процесс насыщения крови в легких, значительно усилит эффект освобождения кислорода из гемоглобина в капиллярах.

4. Эффект молочной кислоты должен быть очень велик у тонущего животного, когда налицо и напряженная мышечная работа, и задержка дыхания.

5. Кривая диссоциации крови кошки при 40 мм давления CO_2 заметно отличается от кривой диссоциации крови овцы, но довольно близка к кривой собаки (Barcroft a. Camis, 1909—1910).

Литература

Araki T. [1891—1894?], Maly's Jahres-Bericht, Bd. 22, S. 380.
Barcroft J. a. M. Camis (1909—1910), Journ. of Physiol., v. 39, p. 118.
Barcroft J. a. F. Roberts (1909—1910), Journ. of Physiol., v. 39, p. 429.
Douglas C. G. a. J. S. Haldane (1910), Proc. Roy. Soc., Ser. B., v. 82, p. 331.



СИМПАТИЧЕСКАЯ ИННЕРВАЦИЯ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ [1]

ПОСВЯЩАЕТСЯ И. П. ПАВЛОВУ

Два года тому назад некоторые физиологические соображения заставили меня думать, что должна существовать какая-то прямая зависимость поперечнополосатой скелетной мускулатуры от симпатической нервной системы.

Занимаясь вопросом о тепловом уколе, я нашел среди громадной литературы две работы. В одной из них Е. Синельников (1910) (из лаборатории Кронекера) констатирует следующее: 1) тепловой укол действует в полной мере у хорошо кураризованных животных, 2) он действует после перерезки спинного мозга на границе грудной и поясничной областей с одновременной высокой перерезкой нервов плечевого сплетения, 3) тепловой укол не действует после перерезки спинного мозга на уровне 1-го — 2-го грудных сегментов, из чего он заключает, что повышенное теплопроизводство имеет своим местом большие железы брюшной полости (печень, поджелудочная железа и железы кишок). Автор другой работы, Шульце (Schultze, 1900) (из клиники Креля), нашел, что тепловой укол повышает теплопроизводство за счет горения безазотистых материалов, что он действует в полной мере после перерезки обоих блуждающих и обоих чревных нервов и что, следовательно, повышение теплопроизводства нужно отнести на недвигательную работу скелетных мышц — «химический тонус» Пфлюгера.

Обе группы фактов, вместе взятые, наводят на мысль, что усиленное теплообразование в мышцах происходит под влиянием симпатической нервной системы через сосудодвигатели, а может быть и путем непосредственного усиления «химического тонуса».

Наряду с этим мне всегда казался малопонятным один из основных пунктов классического учения Ленгли об автономной нервной системе, именно, что симпатическая система, иннервирующая из одного общего очага все решительно образования в животном организме, обходит повсюду скелетную мускулатуру; что разновидности мышечной ткани: поперечнополосатая скелетная, с одной стороны, поперечнополосатая сердечная и гладкая, с другой, происходящие из одного и того же зародышевого листка и представляющие лишь различные степени дифференциации одних и тех же элементов, оказываются в таком противопоставлении в смысле иннервационных отношений. Куда должна была исчезнуть симпатическая иннервация скелетных мышц? И не естественнее ли было бы предполагать, что симпатическая нервная система, поистине универсальная, воздействует на все виды мышечной ткани, как и на все другие ткани организма, а специально двигательная, соматическая —

---

[1] Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6, 1923, стр. 187. (*Ред.*).

по Ленгли, представляет существенно важную надстройку, развившуюся в связи с высокой степенью дифференциации скелетной мускулатуры и заменившую здесь роль местного химического раздражителя.

Все эти соображения заставили меня тогда же приступить, совместно с несколькими сотрудниками, к ряду исследований. С одной стороны, необходимо было выяснить участие симпатической системы в реакции на тепловой укол, с другой — испытать прямое влияние симпатических нервов на химизм и на функции поперечнополосатых мышц. В этом последнем отношении, исходя опять-таки из той мысли, что сердечная и скелетная мышцы представляются родственными и сходными по своим физиологическим свойствам, а так называемые кардинальные отличия являются лишь отличиями количественными, я решил, что всего естественнее ожидать со стороны симпатической нервной системы тех же влияний на скелетную мышцу, какие она оказывает на мышцу сердечную, т. е. всем известных и твердо установленных инотропных, дромотропных, батмотропных и тонотропных эффектов. Как и в случае сердечной мышцы, симпатическая нервная система должна вызывать такие физические и химические изменения в состоянии мышечной ткани, которые проявляются изменением функциональных свойств мышцы — повышением возбудимости, высоты и силы сокращений, ускорением процесса возбуждения и проведения, укорочением рефракторной фазы и т. д.

Это направление моей мысли поддерживалось рядом обстоятельств: во-первых, старыми литературными данными о необычайной слабости и утомляемости мышц при адиссоновой болезни и о способности адреналина, этого симпатомиметического гормона, повышать работоспособность мускулатуры; во-вторых, тем, что в то время я с моими сотрудниками (сначала с Я. Я. Тен-Кате, а потом с А. В. Тонких) занимался исследованием симпатической иннервации сердца и находился под свежим впечатлением очень резких и чистых изолированных эффектов, вызываемых симпатическим нервом на оставленном ядами сердце. Наконец, я не мог не находиться под влиянием учения о трофической иннервации, которое в течение ряда последних лет развивалось моим учителем И. П. Павловым.

В силу внешних причин бóльшая часть намеченных и начатых исследований осталась пока неразработанной, и только одно исследование А. Г. Гинецинского (1923) в настоящее время подвинулось настолько, что позволяет считать вопрос решенным в положительном смысле.

Гинецинский, по моему предложению и указаниям, исследовал в физиологической лаборатории Медицинского института вопрос о влиянии симпатических нервов на функциональные свойства скелетной мышцы. Для опытов ему служила изолированная и обескровленная задняя половина лягушки. Регистрировалась деятельность икроножной мышцы при раздражении корешков 8-го и 9-го спинномозговых нервов индукционным током от одной катушки, а в известные моменты присоединялось раздражение пограничного ствола симпатической системы на уровне 7-го узла током другой катушки. Работая сначала с пороговыми раздражениями неутомленной мышцы, Гинецинский получил неопределенные результаты, применив же раздражение симпатических волокон на фоне развившегося или развивающегося утомления, он показал, что мышца, утомленная до полной неспособности сокращаться, под влиянием симпатического нерва постепенно восстанавливает работоспособность и начинает производить сначала слабые, потом все более и более сильные сокращения. Эффект появляется после продолжительного скрытого периода, по-

степенно нарастает, достигает высшей степени в первое время по прекращении раздражения симпатических нервов и длится еще долгое время, так что период восстановленной работоспособности во многих случаях оказывается продолжительнее начального периода. В случаях, когда картина развивающегося утомления характеризуется выпадением отдельных сокращений и вследствие этого чередованием как сильных и ослабленных сокращений, так и отсутствием их, симпатический нерв выравнивает сокращения, устраняет перебои и заставляет мышцу отвечать на каждое раздражение равными эффектами средней силы.

Не менее резкие эффекты получил Гинецинский при работе с изометрической деятельностью мышцы. В ряде контрольных опытов было показано, что при повторении 5-секундных изометрических тетанусов с промежутками в 55 сек. мышца с каждым разом развивает все меньшее и меньшее напряжение и каждый тетанус характеризуется неуклонным падением напряжения. Если же после второго или третьего изометрического тетануса присоединить раздражение симпатического нерва, то во время этого раздражения и некоторое время спустя мышца дает в ряде тетанусов лишь очень небольшое падение максимальных напряжений или развивает равные напряжения, или, наконец, развивает при более позднем тетанусе большее напряжение, чем при более раннем. Кроме того, каждый тетанус характеризуется большей устойчивостью напряжения. Иначе говоря, под влиянием симпатических нервов мышца приобретает способность к развитию более сильных напряжений и к более длительному их поддержанию. Все эти данные, вместе взятые, представляют полную аналогию с тем, что мы имеем на сердце. И здесь, и там — увеличение амплитуды и силы сокращений, ускорение процесса, выравнивание разлада между ритмом раздражений и ритмом ответных сокращений, т. е. все данные для признания инотропного, батмотропного и дромотропного действия; и здесь, и там эффект характеризуется длинным скрытым периодом, постепенным развитием и продолжительным последействием; и здесь, и там он слабо выражен при благополучном свежем органе и, наоборот, очень резок и отчетлив при гиподинамическом состоянии; наконец, сила раздражения, необходимая для получения эффектов, приблизительно одинакова.

Приведенные особенности действия симпатического нерва заставляют признать его физиологическую натуру, а то обстоятельство, что все опыты делались при исключенном кровообращении, заставляют приписывать эффект прямому, а не косвенному влиянию на мышцу. Таким образом, факты оправдали гипотезу, построенную на физиологических и биологических основаниях.

Значение полученных фактов, мне кажется, ясно само собой: с полной несомненностью устанавливается прямое влияние симпатических нервов на скелетную мышцу, доказывается универсальное значение симпатической иннервации, обобщается своеобразный характер влияния автономной нервной системы на родственные мышечные образования. С одного маленького органа, сердца, переносится на всю скелетную мускулатуру, составляющую громадную часть животного организма, способность автономных волокон изменять состояние мышцы и отношение ее к раздражениям. Факты эти подтверждают пророческие мнения корифеев физиологической науки: о «химическом тонусе» Пфлюгера и «трофической иннервации» И. П. Павлова, который в своей последней статье пишет: «С развитой точки зрения, пара трофических нервов была бы последним, самым непосредственным распределителем питательных ресурсов организма по его частям.

«Таким образом, по нашему представлению, каждый орган находился бы под тройным нервным контролем: нервов функциональных, вызывающих или прерывающих его функциональную деятельность (сокращение мускула, секреция железы и т. д.), нервов сосудистых, регулирующих грубую доставку химического материала (и отвод отбросов) в виде большего и меньшего притока крови к органу, и, наконец, нервов трофических, определяющих в интересах организма как целого точный размер окончательной утилизации этого материала каждым органом. Этот тройной контроль мы и имеем доказанным на сердце» (Павлов, 1922, стр. 582).

В то время, когда я приступил к исследованию поставленного вопроса, я не знал о существовании анатомических работ, определенно указывающих на наличие симпатических волокон в скелетной мускулатуре. Вскоре, однако, мне пришлось познакомиться с работами Букке (Boeke, 1910, 1913), описавшего второй род нервных окончаний в мышце, окончаний, расположенных вблизи обычных двигательных пластинок и связанных с тонкими, большею частью безмякотными волокнами, которые не перерождаются при перерезке двигательных нервов и должны быть рассматриваемы как симпатические. Тогда же пришлось мне узнать и о существовании физиологических исследований, вызванных данными Букке. Именно де Бур (De Boer, 1913), перерезав у лягушки rami communicantes, связывающие симпатический ствол с нервами задней конечности, получил понижение тонуса и высказал утверждение, что тоническая иннервация скелетных мышц осуществляется не двигательными, а симпатическими волокнами.

Только недавно, когда работа А. Г. Гинецинского была в полном разгаре, я получил возможность познакомиться с немецкой литературой последних лет и нашел в ней целый ряд работ, посвященных вопросу о симпатической иннервации. Все они вращаются около высказанных де Буром положений об особой тонической иннервации и о связанных с тонической же иннервацией влияниях на креатиновый обмен и посмертное окончание. По первым двум вопросам получилось фактическое расхождение: одни авторы находили после перерезки симпатических волокон ослабление тонуса, другие — нет, третьи в половине случаев получали один результат, в половине — другой. То же с креатиновым обменом. Относительно трупного окоченения фактические данные более однородны и согласны с указаниями де Бура, но большинство авторов, например Брюкке, рассматривает замедленное наступление окоченения после перерезки rami communicantes как результат сосудодвигательных влияний.

Особое положение занимают работы японских авторов — Кен Куре и его сотрудников, рассматривающих n. splanchnicus как тонический и трофический нерв для диафрагмы, но их данные (атония и атрофия диафрагмы после перерезки n. splanchnicus) расцениваются Ленгли как результат травмы и сосудодвигательных расстройств.

Недостаток места не позволяет мне остановиться подробнее на разборе литературных данных, и я должен ограничиться лишь перечнем работ и ссылкой на обзорную статью Ленгли, который заключает ее утверждением, что несомненное существование небольшого числа симпатических волокон в скелетной мышце делает весьма вероятным какое-то прямое влияние, но ни одно из высказанных предположений (влияние на тонус, креатиновый обмен, окоченение, трофические влияния) не может считаться доказанным.

С точки зрения изложенных мною фактов, становятся понятными и

факты де Бура, и все фактические противоречия, которые выступили при их проверке: симпатическая система, повышающая все жизненные свойства мышцы, обеспечивающая ей возможность наиболее полного использования запасных сил, не может не влиять на тонус и на различные химические процессы, как окоченение и пр., — это все лишь частные случаи, а положительные или отрицательные результаты при опытах с выключением симпатической иннервации объясняются различной степенью центральной тонизированности самой симпатической системы и различной напряженностью процессов в самих мышцах. Ведь всем известно, что выключение симпатической иннервации сердца при обычных условиях ничем заметным на его деятельности не отражается, между тем как ни у кого не может быть сомнений в прямом и очень существенном влиянии симпатической системы на сердце. Да и в опытах с раздражением эффекты и тут, и там проявляются в очень различной степени — в зависимости от наличного состояния ткани.

При оценке анатомических данных Ленгли подчеркивает, что симпатических гиполеммальных волокон мало и все они почему-то оканчиваются вблизи обычных двигательных пластинок; это, с точки зрения Ленгли, несколько подрывает значение симпатической иннервации. С моей точки зрения, и этот факт оказывается вполне понятным. Если роль симпатической иннервации сводится к обеспечению наиболее полной утилизации запасных сил, к доставлению мышце возможности дольше, энергичнее работать и реагировать на более слабые раздражения, то действие симпатических волокон должно быть направлено именно на те части нервно-мышечного аппарата, которые легче всего утомляются и ограничивают возможность дальнейшей мышечной работы. А ведь давно доказано, что явления утомления и парабиоза в первую очередь разыгрываются именно в области концевых пластинок. Новейшие данные Визера (из лаборатории Гартена) показали, что при утомлении происходит удлинение скрытого периода и притом преимущественно за счет замедленного проведения в области мионевральной связи.

Таким образом, мы видим, что гипотеза де Бура, вызванная стремлением объяснить анатомические факты, а не продиктованная физиологическими основаниями, хотя и привела к установлению правильных фактических данных, не внесла в вопрос ясности, привела к возможности оспаривания самих фактов и оказалась неплодотворной в качестве рабочей гипотезы — все работы его и его преемников вращаются в области одного пункта. Моя гипотеза, вытекшая из чисто физиологических соображений, дает возможность разрешить вопрос в гораздо более общей форме и примирить противоречия. Вместе с тем она может оказаться чрезвычайно плодотворной как рабочая гипотеза, так как объяснение механизма влияния симпатических нервов требует целого ряда разнообразнейших и притом практически осуществимых исследований.

Данные последних лет заставляют рассматривать различные физико-химические изменения, происходящие в мышце при деятельности, не только как различные стороны, но и как различные фазы сложного процесса. Под влиянием того или иного внешнего агента раздражителя, действующего на мышцу прямо или через нерв, происходит сначала раскалывание сложного химического соединения на органический и неорганический компоненты, с последующей диссоциацией неорганического компонента, образованием свободных ионов, обладающих неодинаковой скоростью движения, нарушением нормального отношения между концентрацией различных ионов в отдельных пунктах, развитием электрических явлений (токов действия) и временной невозбудимости (рефрактор-

ности) — совокупность явлений, составляющих основу процесса возбуждения. Наряду с этим органический компонент в свою очередь претерпевает какое-то неокислительное расщепление, ведущее к образованию молочной (и фосфорной) кислоты, вызывающей путем изменения поверхностного натяжения на границе изотропного и анизотропного веществ или путем изменения степени сродства коллоидов к воде изменение формы и эластических свойств мышцы и развитие мышечной силы — совокупность явлений, лежащих в основе мышечного сокращения. Наконец, наступает освобождение мышцы от образовавшихся кислот путем обратного синтеза фосфорной кислоты с глюкозой в гексозофосфат и окисления молочной кислоты в углекислоту и воду с развитием тепла — совокупность явлений, лежащих в основе восстановления мышцы после работы.

Эти три ряда явлений не только различны по своей сущности и значению, но оказываются тремя расчлененными по времени, последовательно сменяющимися фазами различной продолжительности. Наиболее ранним и вместе с тем наиболее скорым оказывается процесс возбуждения, наиболее поздним и продолжительным — процесс восстановления; процесс сокращения занимает среднее положение и по времени наступления, и по продолжительности. В случае скелетной мышцы значительная разница в продолжительности периодов возбуждения и сокращения ведет к возможности длительных суммированных сокращений на почве прерывистого ряда возбуждений (тетанус), а сравнительная медленность восстановления — к развитию явлений утомления, в первую очередь от накопления кислых продуктов метаморфоза, мешающих дальнейшей работе и ограждающих запасы материалов от полного использования.

Естественно возникает вопрос: на которое из описанных звеньев сложного процесса действует симпатическая иннервация? Ведет ли она к более быстрому освобождению мышцы от кислых продуктов путем ускоренного окисления молочной кислоты или ускоренного синтеза гексозофосфата или же стимулирует расщепление гликогена как источника гексозы, необходимой для этого синтеза, или, наконец, вызывает в возбудимом и сократительном веществах мышечных волокон такие изменения, которые позволяют мышце продолжать свою деятельность при ненормально высокой концентрации водородных ионов — целый ряд вопросов, которые потребуют от физиологов и физиолого-химиков систематического ряда исследований.

Не менее богатый материал может представиться и для гистологов. Возможно, что в результате раздражения симпатических волокон в мышце могут обнаружиться такие структурные изменения, которые прольют свет на роль многочисленных образований, описываемых гистологами и рассматриваемых как особые органы мышечного волокна. Медленность развития и длительное последействие симпатических эффектов позволяют думать, что технически легче будет изучить структурные изменения под влиянием симпатических нервов, чем под влиянием двигательных.

Литература

Беритов И. С. (J. S. Beritoff). (1914), Folia neuro-biologica, v. 8, p. 421.
Гинецинский А. Г. (1923), Русск. физиол. журн., т. 6, в. 4—6, стр. 107.
Орбели Л. А. (1923), Русск. физиол. журн., т. 6, в. 4—6, стр. 107.
Павлов И. П. (1922). О трофической иннервации. Полн. собр. соч., 1951, т. 1, стр. 577.
(Синельников Е.) Sinelnikow E. (1910), Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Bd. 1—2, S. 279.

Agdur E. (1920), Verh. d. Koninkl. akad. van wettenchappen te Amsterdam, 2 sec. dl. XX. N 6, S. 1.
Boeke J. (1910), Anat. Anz., Bd. 35, S. 481.
Boeke J. (1913), Anat. Anz., Bd. 44, S. 343.
Boer de S. (1913), Folia neuro-biologica, v. 7, N 4, p. 378.
Boer de S. (1915), Ztschr. f. Biol., Bd. 65, N 7—8, S. 239.
Cannon W. B. a. L. B. Nice (1913), Amer. Journ. of Physiol., v. 32, N 1, p. 44.
Dusser de Barenne J. G. (1917), Pflüg. Arch., Bd. 166, H. 3—4, S. 145.
Gautrelet J. et L. Thomas (1909), C. R. Soc. de Biol., t. 67, p. 386.
Jansma J. R. (1915), Ztschr. f. Biol., Bd. 65, N 9, S. 365.
Kuré Ken, Hiramatsu u. Naito. Цит. по: J. N. Langley (1922).
Kuré Ken u. Schimbo. Цит. по: J. N. Langley (1922).
Langley J. N. (1922), Die Naturwissenschaften, X Jahrg., Bd. 38, S. 829.
Negrin y Lopez J. u. E. Th. von Brücke (1916), Pflüg. Arch., Bd. 166, H. 1—2, S. 55.
Saleck W. u. E. Weitbrecht (1920), Ztschr. f. Biol., Bd. 71, H. 7—8, S. 246.
Schultze O. (1900), Pathol. u. Pharmakol., Bd. 43, S. 193.
Wieser F. (1915), Ztschr. f. Biol., Bd. 65, H. 10, S. 449.



НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ВОПРОСУ О СИМПАТИЧЕСКОЙ ИННЕРВАЦИИ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТЫХ МЫШЦ[1]

Классическое учение об автономной нервной системе, разработанное главным образом Ленгли, разделяет все эфферентные нервные волокна на две группы: на волокна соматические, иннервирующие поперечнополосатую мускулатуру, и на волокна автономные, иннервирующие все решительно образования в организме, за исключением скелетных мышц. Но в последние 12—14 лет этот пункт учения об автономной нервной системе подвергается сомнению и переработке. С одной стороны, гистологами описаны в поперечнополосатых мышцах, наряду с обычными двигательными пластинками, нервные окончания второго порядка — более нежные и мелкие пластинки, связанные с безмякотными волокнами, которые на основании опытов с перерождением приходится считать симпатическими. С другой стороны, физиологами сделан ряд попыток выяснить роль этой симпатической иннервации скелетных мышц, причем высказаны различные точки зрения и представлен богатый фактический материал за и против каждой из них. Я не буду останавливаться здесь на разборе и оценке этих точек зрения и их обосновании, а ограничусь представлением фактического материала, полученного в последние годы в заведываемой мною физиологической лаборатории Ленинградского медицинского института и направленного к проверке и утверждению моего взгляда на этот предмет.

Несколько лет назад, еще не зная об анатомических данных Букке (Boeke, 1913) и Агдура (Agdur, 1920) и о вызванных ими физиологических исследованиях, я на основании ряда соображений, которые можно найти в моей первой статье на эту тему (Орбели, 1923), высказал предположение, что симпатическая нервная система, поистине универсальная, должна оказывать прямое влияние на скелетную мышцу, как и на все другие образования в организме, причем влияние это может проявляться такими же изменениями функциональных свойств мышцы, какие были впервые описаны И. П. Павловым и Гаскеллом для сердечной мышцы, а впоследствии были детально изучены и описаны Энгельманом под названием батмотропные, инотропные, дромотропные и тонотропные эффекты. В этом направлении мною при участии нескольких сотрудников был предпринят ряд исследований. Часть из них закончена и, как мне кажется, в достаточной мере подтверждает мою точку зрения.

Первая опубликованная работа в этом направлении принадлежит студенту Медицинского института А. Г. Гинецинскому (1923). Объектом для исследования служила отделенная от передней половины тела и обескровленная задняя половина лягушки, представляющая для этого рода опытов большие выгоды, так как соматическая (двигательная) и симпатическая иннервации оказываются анатомически разделенными

---

[1] Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова, Л., 1924, стр. 403. (*Ред.*).

на значительном протяжении. Раздражая часто следующими друг за другом (около 300 в 1 мин.) одиночными индукционными ударами корешки 8-го и 9-го спинномозговых нервов в канале, Гинецинский доводил мышцу (gastrocnemius) до значительной степени утомления и затем, не прекращая этих утомляющих раздражений, присоединял раздражение прерывистым индукционным током симпатического пограничного ствола в области 6-го—7-го ганглиев, т. е. там, где в нем сосредоточена вся масса волокон, вышедших из 3-го—7-го сегментов и предназначенных для задней конечности. В громадном числе случаев оказывалось, что доведенная до высокой степени утомления мышца под влиянием этого раздражения снова становилась более работоспособной: сокращения постепенно становились сильнее, наступало более полное расслабление. В случаях, когда кривая утомления имела неправильный характер и обнаруживала чередование сильных и слабых сокращений или выпадение отдельных сокращений вследствие нарушения проводимости мионевральной спайки, раздражение симпатических волокон вело к выравниванию кривой и к устранению перебоев. Все эти эффекты выступали после некоторого скрытого периода, развивались постепенно, иногда достигали наивысшей степени уже по прекращении раздражения n. sympathicus и давали длительное последействие — черты, характерные для симпатических эффектов вообще, в частности и для усиливающих нервов сердца.

Ставя мышцу в условия изометрической деятельности и регистрируя величины развиваемого напряжения при ряде 5-секундных тетанусов, следующих друг за другом после 55-секундных пауз, Гинецинский обнаружил неуклонное и правильное падение напряжений как во всей серии тетанусов, так и на протяжении каждого отдельного из них. И тут раздражение симпатического нерва давало чрезвычайно отчетливые и характерные эффекты, выражавшиеся тем, что мышца оказывалась способной повторно развивать равные напряжения и длительно их поддерживать. В одном случае даже обнаружилось развитие гораздо бо́льших напряжений, чем до раздражения симпатических волокон. Считаю нужным повторить, что эффекты были получены на обескровленной изолированной мышце.

Все это вместе взятое уже в достаточной степени утвердило меня в занятой мною позиции, тем более, что данные Гинецинского вскоре были проверены и подтверждены независимо от нас Г. И. Степановым, применившим для раздражения n. sympathicus химический метод — нанесение на 8-й и 9-й ганглии никотина.

Однако эти данные оставляли еще широкое поле для исследования. Не говоря уже о целом ряде вопросов, которые намечены в моей первой статье (Орбели, 1923), требовалась детализация самих фактов, выделение различных влияний на функциональные свойства мышцы, наконец, подтверждение явлений на других объектах и в иных условиях. Поэтому мною было предложено студенту Военно-медицинской академии В. В. Стрельцову заняться прямым определением влияния n. sympathicus на непрямую возбудимость мышцы.

Стрельцову в сущности пришлось вернуться к тому, что в самом начале делал Гинецинский, однако с соблюдением некоторых новых важных условий. Именно, приступая в самом начале своего исследования к определению влияния n. sympathicus на пороги раздражения свежеотпрепарованных мышц, Гинецинский не мог подыскать тех условий, которые повели бы к получению сколько-нибудь отчетливых эффектов, и только на фоне утомления ему удалось установить несомненное влияние

n. sympathicus и характерные особенности этого влияния: длинный скрытый период, постепенное развитие, длительное последействие, необходимость гиподинамического состояния. Очевидно, неудачи первого периода работ были обусловлены слишком благополучным состоянием мышцы, кратковременностью и частыми повторениями раздражения симпатических волокон. Исходя из всего этого, а также из данных, известных в отношении сердечной мышцы, я предложил Стрельцову использовать для создания гиподинамического состояния отравление хлоралгидратом, на фоне которого батмотропное влияние симпатических волокон на сердце выступает особенно отчетливо, как показала в моей лаборатории А. В. Тонких (1923).

Стрельцов (1924) пользовался для своих опытов таким же объектом, что и Гинецинский, причем в одной серии изучал батмотропные влияния при переживании обескровленных мышц без перфузии, в другой — с перфузией чистой рингеровской жидкости, а в третьей — с перфузией 0.1—1.0%-го раствора хлоралгидрата на рингеровской жидкости. Через правильные промежутки времени определялись пороги при раздражении корешков 8-го и 9-го спинальных нервов одиночными размыкательными индукционными ударами до, на фоне и после раздражения волокон n. sympathicus. В 75% всех случаев Стрельцов получал отчетливое понижение порогов раздражения, доходившее до 12—14 мм перемещения катушек, т. е. под влиянием n. sympathicus возбудимость препарата повышалась. Наиболее отчетливые результаты получались на фоне крутого падения возбудимости, вызванного отравлением хлоралгидратом, менее резкие — на фоне переживания препарата без перфузии, еще более слабые — при условии постоянной перфузии чистым рингеровским раствором. Эти повышения возбудимости удавалось наблюдать иногда повторно на одном и том же препарате, хотя обычно при повторениях результат становился менее отчетливым. Эффекты начинали обнаруживаться только через 20—30 сек. от начала раздражения n. sympathicus, постепенно усиливались и достигали высшего предела в первое время по прекращении раздражения, т. е. и тут повторились характерные для симпатических эффектов условия. Кроме того, бросалось в глаза, что в опытах с раздражениями n. sympathicus препараты, как отравленные, так и просто переживающие, сохраняли дольше свою возбудимость, труднее впадали в контрактуру, чем контрольные препараты, поставленные в аналогичные условия, но не подвергавшиеся раздражению симпатических волокон.

Однако наряду с этим в 25% всех случаев раздражение симпатических волокон сопровождалось резким, быстро наступающим и крутым падением возбудимости (повышение порога на 10—15 см расстояния катушек). Попадались случаи как бы двухфазного действия — сначала понижение, а в последействии повышение возбудимости, или наоборот — повышение возбудимости, внезапно сменявшееся крутым падением ее.

На основании этого приходится заключить о существовании двух антагонистических влияний со стороны симпатической нервной системы на поперечнополосатую мышцу, хотя, конечно, нет пока оснований для суждения о том, вызываются ли антагонистические эффекты различными антагонистическими волокнами или они — проявление различных степеней химических или физических пертурбаций в мышце, обусловленных действием одних и тех же нервных волокон. И то, и другое объяснение является допустимым, и очередную задачу должно составить выяснение этого вопроса. Чрезвычайно интересно, что во многих случаях (около 15%) резкое падение возбудимости под влиянием n. sympathicus явля-

лось окончательным: возбудимость падала до нуля и более не восстанавливалась. В этих случаях мышца обычно оказывалась внезапно окоченевшей в срок, в который без раздражения n. sympathicus никогда окоченения не наблюдалось. Контрольные мышцы противоположной стороны, находившиеся в равных условиях температуры и отравления, но не подвергавшиеся раздражению n. sympathicus, окоченения не обнаруживали.

Таким образом, с несомненностью устанавливается, с одной стороны, связь между вызванными симпатикусом функциональными нарушениями мышцы и химическими процессами, лежащими в основе окоченения, с другой же — зависимость окоченения от симпатической нервной системы. В этом отношении в литературе имеются совершенно определенные указания на замедление процесса окоченения после симпатикотомии, но многие авторы (Brücke, 1918) приписывают это сосудодвигательным расстройствам и застою крови. Опыты Стрельцова, произведенные по методу раздражения и на обескровленных мышцах, такого толкования недопускают и являются доказательством прямого влияния симпатических волокон.

Наконец, в работе Стрельцова выступил еще один значительной важности факт, требующий, однако, дальнейшей проверки и подтверждения. Приблизительно в 12% всех случаев при глубоких степенях отравления хлоралгидратом, связанных с полной утратой непрямой возбудимости мышцы, раздражение симпатического нерва, до того при тех же условиях ничем внешне не проявлявшееся, начинало вызывать чрезвычайно медленные, но довольно сильные тонические сокращения мышцы, наступавшие после такого же длительного скрытого периода (около полминуты), как положительные батмотропные эффекты и переживавшие период раздражения. Это явление, наблюдавшееся только на фоне хлоралгидратного отравления и при условии полной утраты непрямой возбудимости, по-видимому, представляет собой легкую и обратимую форму тех изменений, которые при бо́льших степенях становятся необратимыми и выражаются внезапным наступлением мышечного окоченения. Факт получения таких тонических сокращений или, может быть, контрактур, если он подтвердится в дальнейших опытах, должен представлять большой интерес. Попытка получить прямо тонические сокращения мышцы при раздражении n. sympathicus была сделана несколько лет назад Куно с отрицательным результатом. По моему предложению Гинецинский пытался получить тонические сокращения при раздражении n. sympathicus на фоне перерождения соматических нервов, но тоже безрезультатно. Очевидно, что для вызова их нужны какие-то специальные условия, которые и даются отравлением хлоралгидратом.

В целях выяснения природы изменений, вызываемых в мышце раздражением симпатических волокон, студент Военно-медицинской академии А. В. Лебединский занялся, по моей просьбе, исследованием влияния раздражения n. sympathicus на электрическое сопротивление мышечной ткани, как покойной, так и предварительно утомленной длительной тетанизацией с корешков 8-го—9-го нервов. Работа эта еще не вполне закончена, но уже позволяет с уверенностью утверждать, что электропроводность мышечной ткани претерпевает несомненные изменения под влиянием раздражения n. sympathicus. В большинстве случаев n. sympathicus ускоряет восстановление нормального сопротивления, пониженного под влиянием тетанизации с двигательного нерва, но иногда, и довольно часто, вслед за этим наступает внезапное полное падение сопротивления. Этот ход явлений очень напоминает антагонистические влия-

ния на возбудимость, контрактуру и жизнеспособность мышцы в опытах Стрельцова.

Совместно со студентом Ленинградского медицинского института Л. Г. Фидельгольцем [Орбели и Фидельгольц, 1927] я обратился к старым фактам так называемого псевдомоторного действия n. lingualis на мускулатуру языка — фактам, исходящим от Вюльпиана (Vulpian, 1873) и Гейденгайна (Heidenhein, 1883), а в последнее время вновь подвергнутым проверке и разработке, с одной стороны, Ван-Рийнберком (Van-Rijnberk, 1917a, 1917b), а с другой — Франком (Frank u. a., 1923a, 1923b, 1923c) и его сотрудниками. Меня интересовали в этом явлении два момента. Во-первых, принадлежит ли это псевдомоторное или, по терминологии Франка, «тономоторное» действие сосудорасширяющим волокнам, как это принимал Гейденгайн, или имеет место лишь постоянное нахождение в общих анатомических стволах двух рядов волокон — тономоторных и вазодилататорных, как думает Франк.

К выяснению этого вопроса мы подошли общераспространенным путем изучения сроков перерождения, раздражая n. lingualis через различные промежутки времени после его перерезки на фоне уже заблаговременной перерезки n. hypoglossus, и путем применения различных частот раздражения. Установить какую-нибудь отчетливую и постоянную разницу в скорости перерождения двух родов волокон нам не удалось, но во всяком случае на перерождающихся волокнах n. lingualis удалось неоднократно дифференцировать два рода эффектов и притом не только в смысле получения сосудорасширяющих действий без «тономоторных», что получали уже и наши предшественники (Франк), но и тономоторных эффектов без сколько-нибудь заметной гиперемии языка (7—9 дней после перерезки при частой тетанизации), что, насколько мне известно, представляет новизну. Таким образом, приходится думать, что тономоторное и сосудорасширяющее действие принадлежит различным волокнам.

Во-вторых и в бо́льшей степени, меня интересовало отношение к этим тономоторным эффектам симпатической нервной системы. Ван-Рийнберком уже установлено, что в возникновении того своеобразного состояния язычной мускулатуры, которое необходимо для получения тономоторных эффектов, невиновна перерезка содержащихся в n. hypoglossus симпатических волокон. Он же первый пытался повлиять на ход тономоторных явлений в языке при раздражении n. lingualis одновременным раздражением симпатической системы, для чего вспрыскивал адреналин. Он ожидал со стороны адреналина и n. sympathicus антагонистического влияния, но получил в некоторых случаях благоприятствующее действие, в некоторых — индифферентное отношение. Франк, придерживаясь также точки зрения обязательного и неизменного антагонизма между симпатической и парасимпатической системами, повторил опыты с адреналином и утверждает, что адреналин совершенно устраняет тономоторное действие n. lingualis на много минут. Расхождение результатов Франк объясняет тем, что Ван-Рийнберк вводил адреналин в артерию, а он внутривенно. Мы (я и Фидельгольц) также произвели большой ряд опытов с испытанием действия n. lingualis, как свежеперерезанного, так и в различных стадиях перерождения, при условии введения адреналина в вену. Результат получился согласный с Ван-Рийнберком и вполне гармонирующий с тем, что мы наблюдали в отношении обычной двигательной иннервации. В громадном большинстве случаев адреналин вызывал резкую анемию языка, прекращение фибрилляций и ослабление наличного тонуса мышц языка. Наряду с этим он благоприятствовал тономоторным эффектам, и это благотворное влияние проявлялось в различных формах:

на свежеперерезанных и неутомленных nn. lingualis обыкновенно резче всего выступало удлинение периода тонического сокращения при той же длительности раздражения тономоторных волокон (в одном случае тоническое сокращение вместо 25—30 сек. длилось 8 мин.); нередко влияние выражалось усилением сокращения, ускорением его наступления и, наконец, в большом числе случаев, особенно на фоне перерождения n. lingualis, повышением возбудимости тономоторных волокон и ограничением их утомляемости. В одном случае, в поздний период перерождения, когда n. lingualis уже не давал тономоторного действия ни при каких силах раздражающего тока, впрыскивание адреналина вернуло ему эту способность.

Обычно эффект адреналина сказывался не сразу, а начинал проявляться через 2—3 мин., постепенно усиливался и достигал апогея на 6—7-й мин. после впрыскивания. В очень ограниченном числе случаев впрыскивание адреналина оставалось без влияния на течение тономоторных эффектов, и только в одном случае получилось отрицательное влияние, но и этот случай носил в себе дополнительное обстоятельство — перед пробой было произведено раздражение периферического конца перерезанного за несколько дней n. hypoglossus, который оказался непереронденным и дал резкий двигательный эффект, чем, может быть, и устранил возможность наступления тономоторных эффектов. Таким образом, положительное инотропное и батмотропное влияние n. sympathicus на тономоторные аппараты оказывается несомненным, и рассматривать его, как обязательного антагониста парасимпатических волокон, не приходится. Этим не исключается, конечно, возможность двояких антагонистических влияний его. Опыты Франка, едва ли заключающие в себе какую-нибудь ошибку, а также вышеописанные данные Стрельцова делают это вполне вероятным, и надлежит выяснить условия, при которых выступит отрицательное влияние.

Однако, как ни отчетливы опыты с адреналином, я не считаю их достаточно убедительными, так как нет возможности дифференцировать прямое его влияние на мускулатуру языка от влияний косвенных. Необходимы опыты с раздражением чистого пучка симпатических волокон, идущих к языку. Нами была оперирована собака с внутричерепной, вернее с внутриканальной, перерезкой n. hypoglossus, но накануне опыта с раздражением сохранившегося неперерожденным пучка симпатических его компонентов собака погибла от случайной причины и опыт пока не осуществлен.

Наконец, А. Г. Гинецинским (1924) по его личной инициативе было испытано значение симпатических нервных волокон в течении стрихнинных судорог. В сущности Гинецинский повторил опыты Эльзе (Elze, 1923), но внес в них очень важные коррективы, делающие его работу решающей. Эльзе производил у лягушки на одной стороне симпатикотомию и после этого отравлял стрихнином. В известном числе опытов он наблюдал на симпатикотомированной стороне ослабление стрихнинных судорог, но объяснил это не выпадением влияния n. sympathicus, а влиянием раны и перерезки афферентных нервов. Чтобы устранить это возражение, Гинецинский производил через рану одной стороны симпатикотомию противоположной или делал кожно-мышечный разрез на обеих сторонах, а симпатикотомию на одной и все-таки получил в большом числе случаев более раннее истощение судорог на симпатикотомированной стороне. Однако результат бывал непостоянный и во многих случаях между сторонами не было большой разницы до тех пор, пока не было добавлено еще обоюдостороннее удаление (путем выжигания) надпочеч-

ных желез для устранения усиленной рефлекторной секреции адреналина и связанного с этим выравнивания в состоянии нервно-мышечного прибора обеих сторон. В случаях обоюдосторонней эпинефректомии и односторонней симпатикотомии Гинецинский всегда получал резкое ухудшение в течении стрихнинных судорог на симпатикотомированной стороне, которая быстрее ослабевала, начинала давать слабые тетанусы, раньше истощалась, раньше впадала в контрактуру, чем нормальная, наконец, в некоторых случаях вместо гладкого тетануса давала тетанус зубчатый и, следовательно, явно трансформировала ритм центральных возбуждений.

На основании всей совокупности фактов приходится признать, что симпатическая нервная система вызывает в поперечнополосатой мышце ряд глубоких физико-химических изменений, ведущих к изменению функциональной способности мышцы. По-видимому, наступающие в мышце изменения в первую очередь отражаются на состоянии концевой двигательной пластинки, вызывая этим изменения в ту или другую сторону ее функциональных свойств и создавая, таким образом, нечто вроде регуляторного прибора для наилучшего использования мышечных сил и для градуирования передачи импульсов с двигательного нерва. С этой точки зрения, симпатическая иннервация скелетной мышцы, сопровождающая двигательную, рассеянная в виде окончаний второго порядка по соседству с двигательными пластинками, может быть поистине рассматриваема как иннервация адаптационная, устанавливающая работоспособность мышцы на тот или иной уровень. Наличие подобных же анатомических взаимоотношений между симпатическими волокнами и рецепторными аппаратами афферентных нервных волокон позволяет думать об общности роли и механизма действия симпатической системы в явлениях адаптации.

Весь ход мыслей и фактический материал, здесь представленный, несомненно развивает учение, заложенное Иваном Петровичем Павловым еще в его работе об «усиливающем нерве сердца», и я счастлив посвятить от имени своего и всех моих сотрудников весь данный цикл работ Ивану Петровичу, творцу учения «об усиливающем нерве» и «о трофической иннервации» в новом смысле этого слова.

Литература

Гинецинский А. Г. (1923), Русск. физиол. журн., т. 6, стр. 139.
Гинецинский А. Г. (1924), Русск. физиол. журн., т. 7, стр. 225.
Орбели Л. А. (1923), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6, стр. 187.
Орбели Л. А. и Л. Г. Фидельгольц (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 33.
Стрельцов В. В. (1924), Русск. физиол. журн., т. 7, стр. 193.
Тонких А. В. (1923), Русск. физиол. журн., т. 6, стр. 123.
Agdur E. (1920), Verh. d. Koninkl. akad. van wettenschappen te Amsterdam, 2 sec. dl. XX, № 6, S. 1.
Boeke J. (1910), Anat. Anz., Bd. 35, S. 481.
Boeke J. (1913), Anat. Anz., Bd. 44, S. 343.
Brücke E. Th. von (1918), Deutsch. med. Wschr., № 5 u. № 6, SS. 121 u. 152.
Elze C. (1923), Arch. f. die ges. Physiol., Bd. 198, S. 349.
Frank E., M. Nothmann u. H. Hirsch-Kauffmann (1923a), Pflüg. Arch., Bd. 197, S. 270.
Frank E., M. Nothmann u. H. Hirsch-Kauffmann (1923b), Pflüg. Arch., Bd. 198, S. 391.
Frank E., M. Nothmann u. E. Guttmann (1923c), Pflüg. Arch., Bd. 199, S. 567.
Heidenhain R. (1883), Arch. f. Physiol., Supplementband zum Jahrgang Physiol., Abt., 3, S. 133.
Van-Rijnberk G. (1915), Arch. néerl. d. sci. exactes et natur., sér. III B, t. 2, p. 496.
Van-Rijnberk G. (1917a), Arch. néerl. de physiol., t. 1, p. 257.
Van-Rijnberk F. (1917b), Arch. néerl. de physiol., t. 1, p. 262.
Vulpian A. (1873), C. R. Acad. sci., t. 76, p. 146.

НОВЫЕ ДАННЫЕ В УЧЕНИИ ОБ АВТОНОМНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ[1]

Современное учение об автономной, или вегетативной, нервной системе, разработанное главным образом трудами Гаскелла и Ленгли и приведенное последним в систему, как известно, сводится к следующим основным положениям.

1. Под понятие «автономные» волокна подводятся эфферентные волокна, иннервирующие в организме все решительно образования, за исключением скелетной мускулатуры. Им противопоставляются эфферентные волокна скелетных мышц, обозначаемые как «соматические» волокна.

2. Помимо участия в иннервации тех или иных органов и связанной с этим роли нервных волокон, между автономными и соматическими волокнами устанавливаются следующие отличия. Двигательные нервы скелетных мышц имеют сегментарный выход из центральной нервной системы и правильное метамерное распределение на периферии, в то время как автономные волокна начинаются только из определенных, обособленных друг от друга очагов центральной нервной системы и распределяются на периферии без всякой метамерности в областях, не имеющих прямого отношения к исходным сегментам центральной нервной системы.

По месту выхода волокон различают три большие группы автономных волокон: торако-люмбальную, возникающую в области от 1-го до 3-го — 4-го поясничного сегмента, сакральную (от 3-го—6-го крестцового) и краниальную, которая в свою очередь может быть подразделена на два отдела: бульбарный и среднемозговой. По выходе из спинномозгового канала волокна торако-люмбальной системы через rami communicantes albi вступают в пограничные симпатические стволы и оттуда уже, частью по rami communicantes grisei, частью по самостоятельным ветвям, направляются к иннервируемым ими тканям всего организма, от самых фронтальных отделов головы до наиболее постериорных хвостовых метамеров. Волокна краниального и сакрального отделов имеют сравнительно ограниченное распространение: сакральные покидают крестцовое сплетение в составе nn. erigentes (s. pelvici) и направляются к ано-генитальной области и к органам, эмбриологически возникшим из задней кишки, бульбарные — в составе nn. vagi и nn. glossopharyngei и отчасти nn. faciales — иннервируют все органы, возникшие из передней кишки, и сердце. Наконец, волокна среднемозгового отдела в составе nn. oculomotorii иннервируют только ткани глазного яблока.

[1] Доклад на пленарном заседании II Всесоюзного съезда физиологов в мае 1926 г. в Ленинграде, дополненный новыми данными. Усп. экспер. биол., т. 5, в. 3—4, сер. Б, 1926, стр. 169. (*Ред.*).

Таким образом, имеются области тела, получающие только симпатическую иннервацию, и области, имеющие и симпатическую и, кроме того, сакральную или краниальную.

Все автономные волокна, выходящие из центральной нервной системы, в отличие от двигательных нервов поперечнополосатой мускулатуры, являются отростками не последнего, а предпоследнего нейрона, так как обязательно прерываются у клеток каких-либо периферических ганглиев (преганглионарные волокна). Отростки этих периферических клеток, так называемые постганглионарные волокна, достигают уже непосредственно тканевых образований. Места связи преганглионарных волокон с периферическими ганглиозными клетками уязвимы для никотина в том смысле, что в первые моменты своего действия никотин вызывает в синапсах явления возбуждения, дающие все характерные для данных волокон периферические эффекты, а вслед за этим паралич, ведущий к прекращению передачи импульсов с преганглионарных путей на периферические клетки, которые сами по себе остаются вполне способными и к возбуждению, и к проведению импульсов. Эти периферические синапсы находятся для торако-люмбальных волокон в узлах симпатической системы, для краниальных и сакральных — в более периферически расположенных узлах, рассеянных на поверхности и в толще самих органов.

Кроме хода волокон, местоположения периферических ганглиозных клеток и сферы влияния, есть еще ряд признаков, позволяющих противопоставлять торако-люмбальную систему двум другим — сакральной и краниальной; именно, узлы симпатической нервной системы эмбриологически родственны нервным клеткам мозгового вещества надпочечников, и наряду с этим места связи постганглионарных симпатических волокон и иннервируемых ими тканевых элементов обладают способностью возбуждаться под влиянием продукта хромаффинных клеток — адреналина. Они как бы содержат в себе адреналинотропные рецептивные субстанции, а адреналин в свою очередь является симпатикотропным и симпатомиметическим веществом. По указаниям Гаскелла симпатические нервные клетки, как периферические, так и внутрицентральные, у некоторых животных содержат в себе адреналин или родственное ему хромаффинное вещество. В свою очередь места связи тканевых элементов с постганглионарными волокнами краниальной и сакральной систем возбуждаются под влиянием холина и его производных. Все это вместе взятое дает основание объединить последние две системы в систему парасимпатическую, или холинотропную, а холин и его производные считать веществами парасимпатикотропными или парасимпатомиметическими.

Противопоставление парасимпатической и симпатической систем становится еще более понятным, если принять во внимание, что во многих органах с двойной автономной иннервацией влияния этих двух систем оказываются антагонистическими. Но необходимо тут же отметить, что это лишь общая схема, из которой имеется ряд исключений, и стремление некоторых авторов возвести этот антагонизм в правило не раз приводило к ошибочным взглядам и выводам.

В частности, относительно плана построения симпатической нервной системы классическое учение Ленгли устанавливает еще следующие положения. Перерыв волокон происходит только один раз, притом обычно у наиболее дистального из ганглиев. Преганглионарные волокна определенного назначения выходят обычно компактным пучком из нескольких соседних сегментов с преобладающим расположением в средних сегментах по сравнению с более антериорными или постериорными; преганглионарные волокна дают на протяжении симпатической цепочки большое

число коллатералей, так что из одного сегмента спинного мозга иннервируются клетки ряда соседних ганглиев и клетки каждого ганглия получают иннервацию со стороны нескольких сегментов. Что касается постганглионарных волокон, то из каждого ганглия они направляются к иннервируемому органу или по ближайшим периферическим ветвям симпатического сплетения (в случае внутренних органов и головы), или (в случае туловища и конечностей) по ramus communicans griseus соответствующего спинномозгового нерва, обнаруживая при этом уже правильное метамерное распространение, совершенно совпадающее с распределением афферентных волокон для данной области.

Классическое учение отрицает наличие в узлах автономной и, в частности, симпатической системы комиссуральных волокон и объединяющих клеток, а также наличие перекрестов между двумя пограничными симпатическими стволами. Особое внимание уделяется вопросу о существовании специальных афферентных волокон в автономной системе и вопросу о возможности рефлекторной передачи импульсов через автономные периферические узлы. Оба вопроса решаются классическим учением в отрицательном смысле: афферентные волокна, проходящие в составе автономных нервов, в частности в составе симпатических сплетений, ничем не отличаются от остальных афферентных волокон и имеют трофические центры в спинальных ганглиях или в аналогичных им ганглиях черепных нервов; в автономных узлах нет клеток типа спинальных узлов, а все клетки представляют собой промежуточные станции на пути эфферентных волокон. Внутри автономных узлов не имеется синапсов между афферентными волокнами или их коллатералями и эффекторными ганглиозными клетками, поэтому не может быть рефлекторной передачи через узлы и все автономные системы приводятся в рефлекторную деятельность только через центральную нервную систему. Все случаи, которые, казалось бы, говорили о наличии рефлекторной передачи через узлы, Ленгли объяснил как результат ветвления либо преганглионарных, либо постганглионарных волокон и двухстороннего проведения импульсов в нервных волокнах, а потому назвал их псевдо- или аксон-рефлексами.

Доказательства, приводимые Ленгли в пользу такого взгляда, по-видимому, неоспоримы, но самое значение аксон-рефлексов и размер участия их в физиологических отправлениях классическим учением недостаточно оценены.

За последние годы появился целый ряд работ, заставляющих подвергнуть сомнению и даже отвергнуть некоторые пункты классического учения, хотя главные основные положения его в общем должны считаться правильными.

Первый серьезный удар изложенному учению был нанесен в вопросе о сосудорасширителях, когда Бейлис, а вслед за ним и ряд других исследователей подтвердили и развили старое указание Штрикера, что сосудорасширители для конечностей покидают спинной мозг не в составе передних корешков, как все автономные волокна, а в составе задних корешков и притом корешков тех сегментов спинного мозга, которые не дают других автономных волокон и являются разделительными зонами между симпатической и парасимпатической системами. Мало того, обнаружилось, что нет никаких оснований для признания в задних корешках центробежных волокон с трофическими центрами в сером веществе и с перерывом на периферии, а сосудорасширяющие эффекты должны быть приписаны «антидромному» проведению импульсов по тем же афферентным волокнам, которые имеют свои трофические центры в спинальных ганглиях. Такое толкование становилось тем более неизбежным,

что был обнаружен ряд местных сосудорасширительных реакций на периферии, которые могли быть объяснены только как аксон-рефлексы, основанные на ветвлении отростков клеток спинальных ганглиев с распределением коллатералей между рецепторными аппаратами и сосудистой стенкой. Эти факты вырывают главную массу сосудорасширителей из автономной системы, так как ни одно из основных правил не оказывается здесь применимым. Попытка Франка руководствоваться в причислении тех или иных волокон к симпатической или парасимпатической системе не морфологическими и эмбриологическими основаниями, а признаком отношения к химическим раздражителям (т. е. признаком адреналинотропности или холинотропности) едва ли может кого-либо удовлетворить.

Вместе с тем эти факты поставили на очередь пока еще нисколько не разработанный вопрос о способе внутрицентральной связи и передачи импульсов на сосудорасширители и, кроме того, перевели антидромное проведение и аксон-рефлексы из области физиологических курьезов в область постоянно действующих и физиологически важных процессов. В особенности местные сосудистые реакции послужили предметом многочисленных исследований и привели к обнаружению значительного количества аксон-рефлексов в области симпатической системы. Большая заслуга в этом отношении принадлежит Крогу и его сотрудникам, а из русских исследователей — покойному Г. И. Степанову и его сотруднице Е. Н. Сперанской-Степановой. Крог приходит к утверждению, что аксон-рефлексы как наиболее примитивная форма взаимодействия органов через нервную ткань особенно развиты у низших животных, по мере же поднятия по зоологической лестнице и усложнения центральной нервной системы они все больше подавляются истинными двунейронными или полинейронными рефлексами. Однако своего значения они вполне не утрачивают и при известных, особенно патологических, состояниях организма могут играть большую роль. С этой точки зрения очень интересны так называемые висцерокутанные аксон-рефлексы, сначала описанные Верноэ на клиническом материале, а потом изученные им же на лабораторных животных (рыбах); они свидетельствуют о наличии сегментарных взаимоотношений между кожным аппаратом и пищеварительным трактом через посредство узлов симпатической системы после разрушения центральной нервной системы. Большое значение для патологии должен иметь и описанный А. В. Тонких случай аксонорефлекторного взаимодействия между пищеварительным каналом и сердцем у лягушки.

Относительно роли и характера клеток в автономных узлах, в частности в узлах симпатической цепи, явились указания на наличие комиссуральных клеток. Доказан перекрест волокон пограничных стволов у лягушки в области наиболее постериорных ганглиев — 8-го и 9-го. М. Б. Тетяевой переход волокон из одного ствола в другой обнаружен гистологически и физиологически на примере двигательных волокон для мочевого пузыря, а Е. Н. Сперанской-Степановой перекрестная иннервация обнаружена физиологически на примере сосудов и кожных желез задней конечности.

В вопросе об афферентных волокнах возникла новая, выдвинутая Рансоном и в последнее время поддержанная Гентером точка зрения, утверждающая существование в задних корешках особых тонких афферентных волокон с трофическими центрами в спинальных ганглиях. Эти волокна, по мнению Рансона и Гентера, должны представлять собой афферентную часть автономных рефлекторных дуг. С этой точки зрения автономная и соматическая системы являются совершенно обособленными как в эффе-

рентной, так и в афферентной частях. Вопрос этот является чрезвычайно важным и требует серьезной проверки как гистологической, так и экспериментально-физиологической.

Не исключена возможность того, что факты, легшие в основу этого учения, могут найти себе совершенно иное объяснение с точки зрения данных, полученных в моей лаборатории по вопросу о симпатической иннервации спинного мозга (см. ниже).

В 1910 г. Букке открыл в поперечнополосатой мускулатуре концевые пластинки второго порядка, связанные с тонкими волокнами. Последние на основании опытов с перерождением приходится признать автономными и в большинстве случаев симпатическими. Этим вносится необходимость изменения самого принципа классификации эфферентных волокон. Все попытки изучения роли этой второй, автономной иннервации скелетных мышц можно разделить на несколько групп, многие из которых имеют общую исходную точку зрения: осуществление за счет симпатической нервной системы и акцессорных нервных окончаний тонуса поперечнополосатых мышц.

Гипотеза эта в первоначальной, высказанной де Буром, форме потерпела неудачу, так как: 1) в руках различных исследователей получились противоречивые данные в вопросе об утрате тонуса после симпатэктомии; 2) никому не удалось получить тонических сокращений при раздражении симпатических волокон. Мне кажется, что неудача этой гипотезы главным образом обусловлена тем, что, с одной стороны, автор ее, де Бур, слишком примитивно противопоставлял тонус как результат особых, тонических сокращений, обусловливаемых деятельностью специального субстрата (саркоплазмы) под влиянием импульсов симпатической системы, мышечным подергиваниям или быстрым сокращениям, обусловливаемым деятельностью фибриллярного аппарата под влиянием моторных нервов; с другой стороны, авторы, проверявшие гипотезу, смешивали и подводили под понятие тонус слишком много совершенно различных случаев длительных укорочений мышцы.

Из русских исследователей отрицательно по поводу гипотезы де Бура высказался И. С. Беритов. В работах как де Бура, так и ряда других авторов имеются совершенно точные и неоспоримые факты, свидетельствующие о какой-то зависимости некоторых форм тонуса от симпатической системы, но эта зависимость должна найти себе иное толкование.

В связи с основной гипотезой де Бура о тонусе стоят вопросы о влиянии симпатических волокон на креатиновый обмен мышцы и на трупное окоченение. По первому из них исследователи пришли к противоречивым результатам. Более определенные данные получились в вопросе о замедлении окоченения на симпатикотомированных конечностях, но тут возникли разногласия в толковании, так как часть авторов приписывает это замедление расширению сосудистого русла и гиперемии мышц (Брюкке).

Среди работ о влиянии симпатической иннервации на тонус поперечнополосатых мышц особое внимание должно быть уделено работам голландского физиолога Лангелаана и английского (австралийского) анатома Гентера. Лангелаан исходил из предложенного Шеррингтоном разграничения между тонусом сократительным, выражающимся в определенной степени противодействия мышц пассивному растяжению (contractile tone), и тонусом пластическим, выражающимся в способности мышечной ткани удерживать надолго ту длину, которая ей придана активным сокращением мышцы или пассивным приведением конечностей в то или иное положение (plastic tone). Последнюю форму тонуса Лангелаан

ставит в связь с эластическими и коллоидно-химическими свойствами мышечного вещества и именно в этом случае признает роль симпатической иннервации как иннервации, регулирующей взаимодействие мышечных коллоидов с водой, тургор, эластичность, а в результате — и пластический тонус мышцы.

Гентер также принял за основу шеррингтоновское деление тонуса, но он находился под влиянием гистологических исследований нашего соотечественника Кульчицкого, согласно которым, по крайней мере у змей, симпатические волокна и соматические никогда не иннервируют одних и тех же мышечных волокон; имеются два сорта гистологически различных мышечных волокон с раздельной либо соматической, либо симпатической иннервацией. Гентер и предположил, что второй род мышечных волокон с симпатической иннервацией не способен к активным сокращениям и к развитию напряжения, но зато обусловливает способность мышцы к сохранению приданных положений (пластический тонус).

Привлекая, далее, упомянутые выше данные Рансона о тонких афферентных волокнах в составе задних корешков, Гентер строит схему иннервации скелетной мышцы с двумя раздельными от начала до конца рефлекторными дугами: тонкие проприоцептивные волокна через симпатические эфферентные волокна влияют на специальные мышечные волокна и обусловливают пластический тонус, толстые проприоцептивные волокна через соматические волокна влияют на обычно известные мышечные волокна и обусловливают сокращения и сократительный тонус. Выводы автора базируются на ряде наблюдений после рамисекции (т. е. перерезки всех rami communicantes) передней или задней конечности. Фактические наблюдения Гентера представляют большой интерес и кажутся вполне правильными, но толкование их едва ли может быть принято: сомнительно распределение пластического и сократительного тонуса между раздельными мышечными волокнами, сомнительно существование двух раздельных афферентных систем. По-видимому, уже опровергнуто (по словам проф. А. А. Заварзина) и учение Кульчицкого о раздельном распределении симпатических и соматических волокон между различными мышечными волокнами. Препараты Букке, которые мне демонстрировались самим автором, действительно говорят за непосредственное соседство двух типов концевых пластинок в одних и тех же мышечных волокнах, и представления Лангелаана кажутся мне более приемлемыми. Фактические данные Гентера всецело могут быть объяснены с той точки зрения, которая развита мною и изложена ниже.

Японские авторы (Куре с сотрудниками) высказывались за тоническое и трофическое назначение симпатической иннервации мышц; они основывались на факте понижения тонуса и атрофии одной половины диафрагмы после перерезки симпатических волокон. Однако эта небольшая степень атрофии и падения тонуса другими авторами (Ленгли) приписана нарушению кровообращения. А кроме того, Ботацци подчеркнул, что эти явления в гораздо более резкой степени выступают при перерезке соматических и сохранении симпатических волокон.

Иначе к вопросу о трофическом значении симпатической иннервации подошел Г. И. Степанов, установивший факт изменения в прижизненной окрашиваемости мышечной ткани метиленовой синью, а следовательно, и в течении окислительных процессов после перерезки симпатических волокон. Опыты с перерезкой задних корешков привели Степанова к заключнию о существовании проприоцептивно-симпатической рефлекторной дуги, управляющей окислительными процессами в мышце.

Из русских работ по данному вопросу необходимо выделить еще работу Н. В. Пучкова, считающего на основании опытов с одновременным, но раздельным раздражением соматических и симпатических нервных волокон симпатическую иннервацию тормозной.

В дальнейшей части обзора я остановлюсь на изложении своей точки зрения на симпатическую иннервацию поперечнополосатых мышц и рефлекторного аппарата, а также на добытых мною и моими сотрудниками фактах.

Мною было высказано предположение, что со стороны симпатической нервной системы можно ожидать в отношении скелетной мускулатуры тех же влияний, какие давно уже обнаружены в отношении мышцы сердечной, т. е. регуляции функциональных свойств мышцы: возбудимости, сократительной силы, скорости проведения и тоничности, — влияний, которые принято называть батмотропными, инотропными, дромотропными и тонотропными. Эта точка зрения уже в значительной степени разработана мною и моими сотрудниками и теперь может считаться твердо установленной. Именно, нам удалось показать, что раздражением чисто симпатического компонента периферических нервов можно вызвать восстановление работоспособности утомленных скелетных мышц, повышение развиваемого мышцей напряжения, сообщить мышце способность длительно удерживать постоянное напряжение (опыты А. Г. Гинецинского). Далее показано, что раздражение симпатических волокон ведет к изменению возбудимости периферического нервно-мышечного прибора при непрямом раздражении (изменению порогов), притом либо в положительном, либо в отрицательном направлении как при условиях нормального переживания, так в особенности при отравлениях (опыты В. В. Стрельцова). Показано, что все эти явления разыгрываются по преимуществу в области концевых аппаратов двигательных нервов (Гинецинский, Стрельцов). Несомненно, что эффекты эти являются результатами физиологического возбуждения симпатических волокон, так как характеризуются теми же особенностями, какие мы наблюдаем при раздражении симпатических сердечных волокон, т. е. наступают после довольно значительного скрытого периода, постепенно развиваются, достигая наивысшей степени нередко уже по прекращении раздражения, имеют очень длительное последействие. Этим одним уже исключается возможность толкования этих явлений как результата физических погрешностей вроде петель тока и т. п. Получаются эти эффекты не только при электрическом раздражении, но и при химическом: при смазывании симпатических узлов никотином (сделанные независимо от меня, но для проверки данных Гинецинского, опыты Степанова), а также при действии на периферические окончания симпатомиметического яда тетрагидро-β-нафтиламина, который и самостоятельно вызывает эффекты и усиливает эффекты раздражения симпатических волокон (опыты Стрельцова). Эффекты раздражения симпатических волокон парализуются эрготоксином (Стрельцов). Гиподинамические состояния, как-то утомление или отравление, создают особенно благоприятную почву для обнаружения действия симпатических волокон или тетрагидро-β-нафтиламина.

Существенно важно, что все явления, характерные для раздражения симпатических волокон, выступают и при центральных возбуждениях при условии сохранения связи между мышцей и центральной нервной системой только за счет симпатических волокон (Гинецинский). Что касается механизма действия симпатических волокон на периферический нервно-мышечный прибор, то можно бесспорно утверждать, что это влияния прямые, не зависящие от сосудодвигательных эффектов, так как

опыты А. Г. Гинецинского и В. В. Стрельцова в главной массе были произведены на обескровленных изолированных мышцах: эти влияния имеют в основе какие-то физико-химические изменения мышечного вещества, которые, помимо вышеописанных функциональных проявлений, обнаруживаются в изменении электропроводности мышечной ткани (опыты А. В. Лебединского), в ускоренном наступлении окоченения (наблюдения Стрельцова), в установлении устойчивости поглощения O_2 (опыты Орбели в лаборатории Крога с его микрореспирометром), в довольно значительном изменении хода окислительных процессов, особенно в утомленных мышцах (опыты А. Н. Крестовникова, на измельченном мышечном веществе по методу Тунберга). Однако нельзя считать повышение окислительных процессов за единственную причину тех функциональных изменений, о которых говорилось выше, так как восстановление работоспособности утомленных мышц может наблюдаться и в анаэробных условиях (Гинецинский).

Параллельно с вышеизложенными данными, полученными на мускулатуре задней конечности лягушки, аналогичные явления были получены мною и моими сотрудниками на мускулатуре языка собаки на примере так называемых псевдомоторных, или тономоторных, сокращений, т. е. медленных тонических сокращений при раздражении периферического конца n. lingualis через несколько дней после перерезки n. hypoglossus. Оказалось, что эти тонические сокращения наступают при более слабых токах, бывают резче выражены и имеют значительно большую длительность, если раздражению n. lingualis предшествует внутривенное впрыскивание адреналина (опыты Орбели и Фидельгольца) или раздражение шейного симпатического нерва (последнее при условии перерезки n. hypoglossus выше присоединения симпатических волокон, т. е. в костном канале, опыты Орбели и Гинецинского). Наоборот, тономоторные явления оказываются резко ослабленными, если раздражению n. lingualis предшествует раздражение чисто бульбарного компонента n. hypoglossus (опыты Орбели и Гинецинского), причем этот тормозный эффект не связан непосредственно с моторными эффектами n. hypoglossus, так как может наблюдаться еще несколько дней после полной утраты этим нервом двигательных влияний в силу перерождения (опыты Орбели и Гальперина). Этими данными ясно подчеркивается разница между «тономоторными» влияниями, которые ведут к осуществлению тонических сокращений и в данном случае принадлежат n. lingualis, и влияниями «тонотропными», которые выражаются только в создании условий для этих тонических сокращений — благоприятных (положительное тонотропное влияние симпатических волокон) или неблагоприятных (отрицательное тонотропное влияние n. hypoglossus). Как мне кажется, отсутствие ясного разграничения этих понятий и повело в значительной степени к тем противоречивым данным и взглядам, которые возникли в вопросе о роли симпатической нервной системы в осуществлении тонуса скелетной мускулатуры.

Все изложенное позволяет, мне кажется, утверждать, что симпатическая иннервация поперечнополосатой мускулатуры имеет как бы адаптационное значение: она устанавливает функциональную способность периферического двигательного аппарата на тот или иной уровень к моменту притекания импульсов со стороны центральной нервной системы по двигательным нервам и, таким образом, обеспечивает возможность выполнения большей или меньшей работы, большего или меньшего напряжения, поддержания более или менее длительного и более или менее выраженного тонуса при равных центральных импульсах.

В дальнейшем явилась возможность показать, что совершенно такие же влияния симпатическая нервная система оказывает и на центральную нервную систему, и на периферические рецепторы. Гистологами давно уже было обнаружено, что в большей части рецепторных аппаратов наряду с толстым мякотным волокном, являющимся, несомненно, отростком воспринимающего нейрона, имеются еще добавочные тонкие, по большей части безмякотные волокна. Обычно они сопровождают на некотором протяжении толстые волокна и затем заканчиваются около или даже внутри рецепторных аппаратов (так называемые тимофеевские волокна, или тимофеевский нервный аппарат). Относительно происхождения и роли этих добавочных волокон до последнего времени ничего не известно. У меня явилась мысль, не симпатического ли они происхождения и не играют ли они и тут адаптационной роли в смысле регуляции возбудимости рецепторов путем изменения физико-химических условий внутри их или в окружающей их среде? Исследования, начатые мною и моими сотрудниками в этом направлении, привели к следующим результатам.

Производя гистологическое исследование слизистой оболочки языка оперированных мною собак, Е. Т. Юрьева в лаборатории проф. В. Ф. Мартынова установила, что после односторонней перерезки n. lingualis перерожденными оказываются толстые волокна инкапсулированных колб, тонкие же вполне нормально воспринимают окраску и могут быть прослежены до самых колб, и, наоборот, после одностороннего иссечения верхнего шейного симпатического узла перерожденными оказываются тонкие волокна, а толстые не подвергаются видимым изменениям. В обеих группах опытов контрольная нормальная сторона обнаруживала вполне хорошо окрашенными оба сорта волокон. Следовательно, можно с уверенностью сказать, что по крайней мере в слизистой оболочке языка тимофеевские аппараты принадлежат симпатической системе, и есть все основания думать, что и в других рецепторах они должны иметь если не симпатическую именно, то все же автономную природу.

Параллельно с этим А. В. Тонких, исследуя по Тюрку время наступления рефлексов у спинномозговой лягушки, обнаружила, что перерезка всех rami communicantes на одной стороне при сохранении на другой стороне связи между пограничными узлами и пояснично-крестцовым сплетением ведет в известном проценте случаев к асимметрии в скорости рефлексов; в случае же параллельного течения рефлексов асимметрия может быть вызвана раздражением симпатического ствола в области между 7-м и 8-м ганглиями на стороне с сохраненными rami communicantes. Однако общее число таких случаев было невелико и в подавляющей массе опытов раздражение симпатического ствола давало очень резкие, но двухсторонние изменения скорости рефлексов и притом, в зависимости от состояния лягушки и исходной скорости, то в сторону ускорения, то в сторону замедления, иногда вплоть до полного прекращения рефлекторной передачи. Эти двухсторонние эффекты могут быть объяснены только непосредственным влиянием на общую для обеих половин тела, т. е. центральную, спинномозговую часть рефлекторной дуги, а вследствие этого становится затруднительным толкование односторонних эффектов: их можно представить себе и как результат воздействия симпатического волокна на одноименные кожные рецепторы, и как результат превалирующего влияния этих волокон на одноименную половину спинного мозга.

Исследования А. В. Тонких далее показали: 1) такие же эффекты могут быть получены после полного прекращения кровообращения (иссе-

чение сердца); следовательно, они являются результатом прямого, а не вазомоторного воздействия симпатических волокон на центральную массу мозга; 2) они могут быть вызваны не только путем электрического раздражения пограничного ствола, но и путем нанесения никотина на 8-й и 9-й ганглии, и что, следовательно, они являются не результатом забрасывания петель тока, а действительным проявлением физиологического влияния симпатических волокон и притом именно эфферентных, имеющих синаптическую станцию в узлах пограничного ствола. И действительно, гистологически давно показано, что в задние корешки спинномозговых нервов через rami communicantes поступает известное количество волокон, которые одно время считались афферентными, затем комиссуральными между пограничными узлами и спинным мозгом и, наконец. Гаскеллом были признаны за эфферентные постганглионарные волокна; но так как они прослежены только до мозговых оболочек, то их рассматривают обычно, по примеру Гаскелла, как сосудодвигательные волокна оболочек. Очевидно, часть этих волокон проникает глубже в мозговое вещество, — и на это имеются указания со стороны Лемана; но каков способ их воздействия на нервные элементы — непосредственный или через посредство каких-либо других клеточных элементов, — пока ничего сказать нельзя. Но что эти воздействия действительно могут и должны играть роль в регуляции деятельности рефлекторного прибора, это с несомненностью явствует из того факта, что известный сеченовский опыт с торможением спинномозговых рефлексов у лягушки при раздражении поваренной солью зрительных чертогов уже не осуществляется, если у лягушки перерезаны все rami communicantes симпатической системы (Тонких).

Следовательно, в этом классическом опыте, сыгравшем такую большую роль в учении о внутрицентральных торможениях, мы в сущности имеем дело не с внутрицентральным торможением, а со случаем регуляции функций спинного мозга со стороны головного через симпатическую систему.

Данные, добытые К. И. Кунстман на собаках, стоят в полном соответствии с изложенными результатами опытов на лягушках и, кроме того, обнаруживают ряд очень ценных деталей. К. И. Кунстман производила в течение многих месяцев систематическое многократное испытание порогов и течения спинномозговых рефлексов задних конечностей у ряда нормальных собак и собак, подвергшихся иссечению одного пограничного симпатического ствола на всем протяжении от ножек диафрагмы до копчика. Некоторые собаки были обследованы до и после операции. Наблюдению подверглись рефлексы на тепловое и электрическое раздражение кожи подошвенной области, коленные рефлексы и рефлексы на прикосновение к волоскам. В то время как у нормальных животных пороги возбудимости для теплового и электрического раздражения в подавляющем большинстве опытов оказываются почти тождественными на симметричных пунктах и лишь в единичных случаях представляют небольшие отличия, после односторонней симпатэктомии только изредка удается обнаружить близкие цифры порогов, в большинстве же опытов наблюдается более или менее резкое расхождение и притом в различных опытах различное и по направлению, и по степени. Это свидетельствует о том, что речь идет не о потере какого-либо вида чувствительности, а о нарушении регуляции на одной из конечностей, которая не может следовать за нормальной конечностью в смысле установки возбудимости на определенный, соответствующий данным условиям уровень, иначе говоря, о потере или ослаблении адаптационной способности. Что в этих явлениях

известная роль принадлежит нарушению сосудодвигательной иннервации — в этом не может быть сомнения, но мне кажется, что всецело относить результаты на счет изменения кровообращения было бы большой крайностью. Во всяком случае в настоящий момент еще трудно провести разграничение между прямыми и косвенными результатами симпатэктомии.

Но что уже совсем нельзя объяснить с точки зрения сосудодвигательной — это наклонность симпатэктомированной конечности, несмотря на понижение собственной возбудимости, отвечать на раздражения противоположной конечности. Наблюдения над коленными рефлексами при однократном испытании их были мало поучительны в смысле оценки силы рефлексов: временами было впечатление различия в размахе движения, но с уверенностью этого решить нельзя. Зато вполне убедительную, графически зарегистрированную и совершенно одинаковую у всех собак картину дают коленные рефлексы при нанесении серии в 50—100 ударов по коленному сухожилию в правильном ритме (по метроному). Именно, в то время как обе конечности у нормальных собак и нормальная конечность у оперированных собак способны отвечать до 100 раз и более отдельными дергающими экстензорными движениями в коленном суставе, оперированая конечность уже очень скоро начинает обнаруживать тоническое сокращение сгибателей, особенно в тазобедренном суставе, так что вся конечность оказывается подтянутой к животу и коленные рефлексы постепенно сходят на нет. Этот тонический рефлекс развивается тем скорее, чем чаще ритм раздражения, и иногда имеет очень длительное последействие. При сравнительно редких ритмах можно получить почти параллельное течение коленных рефлексов на обеих сторонах. Но и при наблюдении однократных коленных рефлексов удается отметить ряд характерных особенностей: 1) наклонность оперированной стороны давать перекрестный коленный рефлекс, т. е. отвечать на раздражение противоположного коленного сухожилия; 2) наклонность к образованию цепных рефлексов или в форме ряда постепенно ослабевающих движений в коленном же суставе, в резких случаях дающих полную картину клонуса, или в форме ответа на первичную экстензию в колене вторичным дорзально-флексионным движением в голеностопном суставе. Все эти факты, конечно, никак не могут быть уложены в рамки вазомоторных расстройств и свидетельствуют о значительном нарушении нормальных регуляторных процессов и притом частью в одноименной с операцией стороне спинного мозга, частью, может быть, и в периферических рецепторах.

Таким образом, можно считать вполне установленным, что симпатическая нервная система (а в некоторых случаях и парасимпатическая!) оказывают прямое регулирующее влияние на все возбудимые ткани в силу чего высшие отделы мозга могут через посредство симпатической системы создавать во всех частях рефлекторного аппарата адаптационные явления в широком смысле этого слова, т. е. известную, соответствующую условиям времени предуготовленность рефлекторного аппарата к выполнению его функций. Нарушение этой адаптационной иннервации, не отнимая у рефлекторного аппарата способности функционировать, создает, однако, ряд важных, неблагоприятных с точки зрения экономии и точности работы уклонений от нормы.

Я позволил себе так подробно остановиться на данных моей лаборатории, с одной стороны, в виду полной новизны большей части фактов, с другой стороны, потому, что они заставляют внести существенные изменения в наши представления об автономной системе.

Прежде всего сама классификация эфферентных волокон должна быть изменена в том смысле, что термин «соматические» должен охватывать двигательные волокна поперечнополосатой мускулатуры, а термин «автономные» — все эфферентные волокна, за исключением двигательных волокон поперечнополосатой мускулатуры. Таким образом, вместо морфологического признака иннервации той или иной ткани должен быть введен снова признак физиологический — характер иннервации. Возвращаться просто к признаку вегетативной функции едва ли рационально, так как большинство тканей вполне удовлетворительно ведет свою вегетативную жизнь и после устранения автономной иннервации, не обнаруживая никаких трофических расстройств.

Функции всех тканей и органов могут выполняться и помимо симпатической иннервации; под влиянием моторных волокон в случае скелетной мускулатуры, под влиянием местно действующих физических или химических агентов в случае всех других органов и тканей (гладкой мускулатуры внутренних органов, мускулатуры сосудистой стенки, сердца и даже некоторых желез). Характерной чертой симпатической иннервации является именно та тонкая регуляция физико-химических процессов в тканях, которая ведет к регуляции функциональных свойств и функциональной способности тканей и органов и, таким образом, приноравливает размер выполняемой работы и степень реактивности органов к условиям данного момента.

Мне кажется, что такое представление является вполне законным для большинства случаев, если не для всех, и даже те случаи, где, казалось бы, симпатические волокна играют роль непосредственных возбудителей могут быть объяснены с точки зрения повышения возбудимости в отношении наличных раздражителей.

Это представление вполне совпадает с тем определением трофической иннервации, какое ей дает Иван Петрович Павлов, и если я избегаю этого термина, то только потому, что хочу перенести центр тяжести с вопроса о питании, пока еще мало разработанного, на вопрос о правильном и экономном функционировании в соответствии с условиями момента.

Далее, в вопросе о взаимоотношениях между центральной и симпатической нервной системами мы до некоторой степени возвращаемся к представлению Биша о взаимном влиянии этих систем друг на друга. Хотя симпатическая система и является подчиненной и управляемой со стороны центральной нервной системы, как это утверждает современное классическое учение, но сама центральная нервная система, как и всякая ткань, находится под регулирующим влиянием симпатической системы, а в силу этого последняя приобретает большую власть над выполнением не только вегетативных, но и чисто анимальных функций организма.

* * *

От редакции. Этот же материал под названием «Об адаптационных явлениях в рефлекторном аппарате. (Симпатическая иннервация скелетных мышц, спинного мозга и периферических рецепторов)» был доложен Л. А. Орбели в особом заседании физиологов, невропатологов и психиатров в Копенгагене 10 сентября 1926 г. и опубликован во «Врачебной газете» (№ 3, 1927 г.) в статье под тем же названием. Специальный интерес представляет ее заключительная часть, которую мы приводим полностью.

«Я позволил себе так подробно изложить данные моей лаборатории, на страницах этого журнала, с одной стороны, ввиду полной новизны

большей части фактов, с другой стороны, потому что они заставляют внести существенные изменения в наши представления об автономной системе, и мне кажется, что они несомненно имеют не только теоретическое, но и практически медицинское значение. Они дают ключ к пониманию той путаницы, которая получилась в учении о тонусе скелетных мышц, они могут сыграть большую роль в деле объяснения различных форм мышечных дистрофий, явлений перевозбудимости различных отделов нервной системы, а в связи с этим — к уяснению и правильному лечению таких болезненных форм, как астма и грудная жаба, некоторые гиперкинезы, может быть, некоторые психопатические состояния; и, наоборот, они же могут оказаться существенно важными и для толкования некоторых шоковых явлений. Особенно большое значение описанные только что факты приобретают в связи с разрастающимся постепенно учением об аксон-рефлексах, создающих возможность передачи влияний между различными органами и тканями через ветвящиеся отростки симпатических нервных клеток. Ненормально усиленные или качественно уклоняющиеся от нормы процессы в каком-либо одном участке тела могут явиться причиной раздражения, и притом нередко очень длительного, периферических веточек симпатических волокон и по последним, через место ветвления осевого цилиндра, оказывать длительные влияния на отдельные части тела, в том числе и мозга, и вызывать в них необычные установки на чрезмерно высокую или чрезмерно низкую возбудимость».



РОЛЬ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ПОВЫШЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА У ЖИВОТНЫХ ПРИ ТЕПЛОВОМ УКОЛЕ[1]

Со времени описания опыта теплового укола в 1884 г. (Aronsohn u. Sachs, Richet, Ott) многочисленные исследования различных авторов [подробнее литературу см. в статье Изеншмида (Isenschmid, 1926)] с применением самой разнообразной методики были направлены, с одной стороны, на выяснение точной локализации теплового центра в головном мозгу, с другой — на выяснение механизма повышения температуры при тепловом уколе. В результате этих исследований выяснилось, что отношение к терморегуляции имеют ядерные скопления (tuber cinereum) гипоталамической области промежуточного мозга. Далее было показано, что не только механическое раздражение уколом указанного места в мозгу сопровождается повышением температуры тела, но такой же эффект может быть получен при электрическом раздражении (Girard, 1886, 1888; Rogers, 1928) и при термическом раздражении, причем локальное охлаждение этой области мозга сопровождается повышением температуры тела, а согревание — понижением ее (Barbour, 1912; Barbour a. Prince, 1914—1915; Hashimoto, 1915; Rogers, 1928), и что различные химические вещества, вызывающие повышение температуры тела (различные бактерийные токсины, продукты распада белков и др.), действуют только при целости этой области (теплового центра).

Что касается механизма повышения температуры тела при тепловом уколе, то лишь немногие относят его за счет уменьшения теплоотдачи (Walbaum, 1913; Jacobi, 1913). Большинство же авторов на основании опытов с прямой калориметрией и определением газообмена считает повышение температуры тела при тепловом уколе результатом повышенного при этом теплообразования.

Далее возникают вопросы: 1) в каких органах происходит повышение теплообразования при тепловом уколе: в органах брюшной полости или в скелетных мышцах или же те и другие принимают в этом участие; 2) какими путями импульсы из промежуточного мозга достигают этих очагов теплообразования? Выяснению этих вопросов посвящены исследования различных авторов с применением кураре, с перерезкой различных нервов, с перерезкой спинного мозга на различных уровнях.

Известно, что мышечная деятельность сопровождается повышением температуры тела. Но нет никаких данных, что при тепловом уколе мышечная деятельность увеличивается; кроме того, кураризованные животные, у которых мышечная деятельность исключена, реагируют на тепловой укол повышением температуры, как и нормальные (Синельни-

---

[1] В соавторстве с А. В. Тонких. Доложено на заседании Общества патологов в феврале 1928 г. и на III Всесоюзном съезде физиологов в Москве в мае 1928 г. Физиол. журн. СССР, т. 24, в. 1—2, 1938, стр. 243. (*Ред.*).

ков, 1910, и др.). Отсюда был сделан вывод, что скелетная мускулатура не принимает участия в повышении теплообразования при тепловом уколе. С другой стороны, перерезка nn. vagi и splanchnici, иннервирующих брюшные органы, также не препятствует повышению температуры тела после теплового укола (Schulze, 1900; Freund, 1913; Liljestrand u. Frumerie, 1914, и др.). Авторы отмечают в этом последнем случае только менее продолжительное и менее значительное повышение, чем у нормальных животных.

Наконец, опыты с перерезкой спинного мозга на различных уровнях показали, что тепловой укол становится недействительным после перерезки спинного мозга в шейной части, перерезка же спинного мозга в грудной или поясничной части не препятствует повышению температуры после теплового укола (Синельников, 1910; Freund, 1913; Freund u. Schlagintweit, 1914). При перерезке спинного мозга в грудной части в комбинации с удалением обоих gg. stellata тепловой укол становится недействительным (Freund u. Strasmann, 1912). Таким образом, вопрос об участии в повышении теплопроизводства при тепловом уколе тех или иных органов оставался нерешенным. С одной стороны, на основании вышеприведенных литературных данных, с другой — на основании некоторых теоретических соображений и под влиянием незадолго до этого выдвинутого учения И. П. Павлова (1921) о трофической иннервации, один из нас (Орбели) сделал предположение, что повышение температуры при тепловом уколе у кураризованных животных можно объяснить, если допустить, что, кроме двигательной иннервации, скелетные мышцы имеют еще вторую иннервацию, ведающую интимными процессами в них. Опыты же с наличием эффекта при тепловом уколе или его отсутствием в зависимости от уровня перерезки спинного мозга заставляют думать, что таковыми нервами могут быть симпатические нервы, которые выходят, как известно, из грудной и верхней поясничной части спинного мозга. Тогда же (в 1921 г.) целым рядом сотрудников Орбели под его руководством были предприняты опыты, которые дали громадный фактический материал, легший в основу учения об адаптационно-трофической иннервации скелетных мышц, центральной нервной системы и органов чувств. Тогда же были начаты и опыты с выяснением роли симпатической нервной системы в повышении температуры при тепловом уколе, результаты которых и представляют содержание настоящей статьи.

После того как наши опыты были уже начаты, появилась интересная работа Фрейнда и Янсена (Freund u. Janssen, 1923). Авторы определяли поглощение O_2 отдельной группой мышц, находящейся в связи с организмом, и нашли, что при охлаждении всего организма потребление O_2 этими мышцами увеличивается, а при согревании уменьшается даже в случае лишения их двигательной иннервации. Эта химическая регуляция отсутствует лишь в совершенно денервированной мышце, т. е. после перерезки не только двигательных нервов ее, но и нервов, идущих по ходу сосудов. Высказывая предположение о возможности участия в этой регуляции либо нервных окончаний Букке, либо эндотелия капилляров, авторы оставляют этот вопрос открытым, точно так же, как и вопрос о пути, по которому волокна от спинного мозга достигают сосудов конечностей, обмен в мышцах которой они определяли.

Подопытными животными для нас служили кошки, у которых была предварительно произведена почти полная экстирпация симпатической нервной системы. Операция производилась в два приема: сначала удаляли gg. stellata и gg. cervicalia inferiora с обеих сторон, а спустя 3—4

ТАБЛИ

Опыты на симпатикотоми

Ко

№ 1		№ 2		№ 3		№ 4	
время (в час. и мин.)	темпе-ратура (в °С)	время (в час. и мин.)	темпе-ратура (в °С)	время (в час. и мин.)	темпе-ратура (в °С)	время (в час. и мин.)	темпе-ратура (в °С)
25 VI 1925		15 VII 1925		22 VII 1925		1 XII 1925	
1 00	39.2	11 35	39.0	12 05	38.7	11 40	38.0
Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.	
2 30	36.4	12 40	37.0	1 15	36.9	12 40	35.9
2 45	35.5	1 40	36.7	2 15	37.5	1 30	36.3
3 00	35.4	2 25	36.3	3 00	38.1	2 25	36.3
3 45	36.5	3 25	36.4	4 15	39.3	3 20	36.2
5 00	37.3	4 30	37.0	5 25	39.	4 05	36.5
6 00	37.3	5 50	37.0	6 30	40.1	4 55	36.7
8 00	38.2	6 45	37.2	7 45	40.2	6 05	37.1
9 00	38.3	9 05	37.5	9 00	40.5	7 45	37.3
10 25	38.2	10 15	37.5	10 20	40.5	9 15	37.9
11 35	38.0	12 00	37.5	11 10	40.6	10 20	38.3
						11 10	38.4
26 VI 1925		16 VII 1925		23 VII 1925			
11 30	38.9	1 00	38.9	1 05	40.0		
1 00	38.6	2 30	39.2	3 25	40.0		
2 30	38.6	3 35	39.1	6 15	40.2		
4 00	38.8	5 00	38.9	9 00	40.3		
5 25	39.0	8 15	38.7				
6 25	39.1						
27 VI 1925		17 VII 1925		24 VII 1925			
11 20	39.1	11 35	38.6	12 00	39.5		
12 40	38.8	1 35	38.5	2 20	39.6		
3 15	38.6	4 20	38.6	4 25	39.6		

Примечание. Цифры, напечатанные жирным шрифтом, обозначают, что в это время кошка

ЦА 1

рованных кошках. I серия

шки

№ 6	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)
31 XII 1925	
11 50	39.3
4 10	38.5
2 I 1926	
11 05	39.0
Тепловой укол.	
12 50	36.1
1 40	36.7
2 45	37.4
3 45	38.0
4 50	38.3
5 50	38.9
6 50	39.3
7 50	39.7
8 50	39.8
9 50	39.6
10 20	39.7
3 I 1926	
11 30	39.4
12 30	40.0
1 40	40.7
2 40	40.5
3 35	39.8
5 25	40.4
8 50	40.0
10 00	40.8
4 I 1926	
9 00	
11 30	39.7
12 55	39.5
2 10	39.3
3 50	39.1
5 40	38.9
5 I 1926	
11 40	38.6
12 55	38.6
3 00	39.9
5 15	40.1
10 15	39.0
6 I 1926	
11 55	38.6
2 10	39.7
3 40	40.1
4 50	40.3
8 10	39.3

№ 7	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)
31 XII 1925	
12 00	39.0
4 15	39.5
2 I 1926	
11 00	38.5
Тепловой укол.	
1 30	37.0
2 05	37.2
2 50	37.3
3 50	37.6
4 55	37.6
5 55	37.6
6 55	37.9
7 55	38.0
8 55	38.0
9 55	38.0
10 25	38.0
3 I 1926	
11 35	38.9
12 35	38.8
1 45	40.0
2 45	39.8
3 40	39.1
5 30	39.6
8 55	39.6
10 05	40.0
4 I 1926	
9 00	
11 35	39.1
1 00	38.9
2 15	39.0
3 55	39.1
5 45	39.2
5 I 1926	
11 45	38.6
12 50	38.6
3 00	39.3
5 10	39.5
10 10	39.1
6 I 1926	
12 05	39.2
2 20	38.9
3 45	39.1
4 55	39.1
8 15	39.2

№ 8	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)
6 I 1926	
12 10	33.3
2 40	38.4
7 I 1926	
12 10	39.2
18 I 1926	
1 20	38.6
19 I 1926	
3 00	39.2
20 I 1926	
12 00	39.7
Тепловой укол.	
1 15	39.3
3 00	38.4
4 10	38.7
5 30	39.2
6 30	39.6
7 50	40.1
9 00	40.1
10 05	40.1
11 05	39.9
21 I 1926	
11 25	35.6
11 25	39.6
1 05	39.6
3 50	39.6
6 10	39.6
7 30	39.6
22 I 1926	
12 55	39.5
3 20	39.2
7 20	39.2

№ 9	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)
6 I 1926	
12 15	39.5
2 35	39.5
7 I 1926	
12 15	39.6
18 I 1926	
10 15	39.5
20 I 1926	
1 20	39.3
Тепловой укол.	
2 15	36.9
3 05	35.9
4 15	36.8
5 35	38.0
6 35	38.0
7 55	39.1
9 05	38.9
10 05	38.9
11 05	39.0
21 I 1926	
1 05	35.8
3 50	35.1
6 10	34.9
7 40	37.8
22 I 1926	
Кошка погибла.	

№ 10	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)
17 II 1926	
11 20	39.7
Тепловой укол.	
12 30	37.3
2 15	37.4
3 35	38.6
4 45	39.0
6 40	39.8
8 30	40.1
9 40	40.1
10 45	40.3
11 50	40.3
18 II 1926	
11 35	40.0
1 50	40.4
3 50	40.3
6 55	39.9
19 II 1926	
1 15	39.2
3 15	39.6
20 II 1926	
10 25	39.8

лежала на грелке.

ТАБЛИ

Контрольные опы

Ко

№ 1		№ 2		№ 3		№ 4		№ 5		№ 6	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)
26 V 1925		28 V 1925		10 VI 1925		10 VI 1925		25 VI 1925		15 VII 1925	
12 30	38.0	11 45	38.2	12 15	38.2	1 00	38.4	12 00	38.2	12 45	39.2
Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.	
1 30	37.2	12 30	40.6	1 20	37.0	1 45	36.6	1 30	36.4	1 30	38.2
12 00	36.8	1 00	39.0	1 45	36.6	2 20	37.4	2 30	39.2	2 20	36.5
2 30	36.7	1 35	37.8	2 15	36.8	3 10	38.2	3 00	39.9	3 20	35.3
3 15	38.2	2 00	37.4	3 00	37.0	4 00	38.7	3 45	40.3	4 20	34.1
4 20	38.6	3 00	38.6	4 35	39.0	4 40	38.8	5 00	40.3	5 45	33.0
4 50	38.6	4 00	38.6	5 30	39.3	5 30	39.2	6 00	40.5	6 40	32.3
6 00	39.2	5 00	39.2	6 35	39.8	6 40	39.6	8 00	40.5	9 00	30.8
6 45	39.8	6 15	39.1	7 45	39.8	7 50	40.0	9 00	40.8		
8 45	39.9	8 15	39.5	9 20	39.5	9 25	40.0	10 30	40.5		
11 00	39.7			11 45	39.5	11 50	39.9	11 40	40.5		
27 V 1925		29 V 1925		11 V 1925		11 V 1925		26 VI 1925		16 VII 1925	
11 30	39.5	11 45	39.7	12 15	39.6	12 15	39.6	11 30	40.4	1 15	29.9
1 00	39.6	12 00	39.8	3 15	39.6	3 15	39.6	1 00	40.6	2 35	29.6
2 00	39.6	1 00	39.8	8 00	39.7	8 00	39.7	2 30	40.7	3 40	29.5
3 30	39.6	2 45	40.0					4 00	41.0	5 05	29.5
4 45	39.8	4 15	39.8					5 30	40.9	8 20	29.3
6 00	40.0	5 25	39.8					6 30	41.1		
		6 00	39.8								
28 V 1925		30 V 1925		12 V 1925		12 V 1925		27 VI 1925		17 VII 1925	
11 30	38.3	12 00	40.2	11 20	39.9	11 25	39.6	11 30	39.5	11 40	28.7
12 45	38.2	1 30	40.4	3 20	40.5	3 25	39.2	12 45	39.3	1 40	28.5
2 00	38.2	3 00	40.5					3 15	39.5	4 25	28.8
3 00	38.5	5 30	40.6								
5 00	38.5										

недели производили двухстороннее удаление брюшного пограничного симпатического ствола и перерезку обоих nn. splanchnici. Таким образом, почти весь организм, за исключением легких и небольшой части скелетных мышц грудного пояса, оказывался выключенным из сферы влияния симпатической нервной системы. После того как животные оправлялись от операции, у них в течение некоторого времени производилось измерение температуры тела и газообмена, затем, а именно спустя месяц и более после последней операции, наносили тепловой укол.

Укол мы производили обыкновенно сразу в оба полушария. В стерильных условиях, под легким эфирным наркозом, руководствуясь лите-

ЦА 2

ты. I серия

шки

№ 7		№ 8		№ 9		№ 10		№ 11		№ 12	
время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)	время (в час. и мин.)	температура (в °C)
22 VII 1925		1 XII 1925		31 XII 1925		20 I 1926		17 I 1926		27 VI 1927	
1 20	39.0	1 30	38.2	12 10	38.9	2 20	38.3	12 35	38.9	4 00	38.4
Тепловой укол.		Тепловой укол.		4 20	38.7	Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.	
1 55	39.0	2 00	36.0	2 I 1926		2 55	36.1	1 05	37.5	8 15	38.9
2 55	37.8	2 30	36.8	11 10	38.7	4 05	36.7	2 15	37.8	10 30	39.7
4 20	38.6	3 25	37.6	Тепловой укол.		5 25	38.4	3 35	38.7	28 VI 1927	
5 30	38.9	4 00	38.0	2 00	38.2	6 25	38.7	4 45	38.9	10 25	39.9
6 35	39.2	4 50	38.3	2 55	38.3	7 45	39.3	6 40	39.0	5 00	39.8
7 50	40.3	6 00	38.5	3 55	39.9	9 00	39.4	8 30	39.0	29 VI 1927	
9 05	40.4	7 40	38.6	5 00	40.1	10 00	39.4	9 40	39.1	11 45	38.4
10 25	40.6	9 15	38.6	6 00	40.2	11 00	39.5	10 50	39.0		
11 15	40.6	10 20	38.6	7 00	40.3	21 I 1926		11 55	39.3		
23 VII 1925		11 05	38.6	8 00	40.5	11 20	39.1	18 II 1926			
1 10	40.3	2 XII 1925		9 00	40.5	1 00	39.2	11 40	39.8		
3 30	40.8	11 45	39.8	10 00	40.6	3 45	39.6	1 55	39.8		
6 20	40.9	1 00	39.8	10 30	40.6	6 05	39.6	3 55	39.7		
9 10	40.7	2 15	39.7	3 I 1926		7 25	40.0	7 00	39.6		
24 VII 1925		5 00	39.3	11 40	40.6	22 I 1926		19 II 1926			
12 30	40.8	3 XII 1925		12 40	40.5	12 50	38.2	1 15	39.1		
2 30	40.8	11 45	38.7	1 50	40.5	3 15	38.2	3 15	39.0		
4 30	40.5	3 30	39.0	2 50	40.5	7 15	39.4	20 II 1926			
		6 30	39.0	3 45	40.5			10 30	39.4		
		4 XII 1925		5 35	40.4						
		12 15	39.6	9 00	40.1						
		2 45	39.7	10 10	39.9						
				4 I 1926							
				11 40	39.2						
				1 05	39.0						
				2 20	38.8						
				4 00	38.8						
				5 45	38.8						

ратурными указаниями относительно локализации, мы делали трепаном небольшое отверстие в черепе и зондом в 2 мм толщиной производили укол в мозг по направлению к основанию черепа, доходя зондом до самой кости.

Кроме того, была проведена серия опытов с тепловым уколом на кошках с предварительно перерезанными обоими nn. splanchnici. Нужно отметить, что производство указанных выше операций представляет известные трудности. Так, например, удаление gg. stellata в узком пространстве в непосредственной близости от плевры создает опасность поранения ее и возникновения пневмоторакса. Это, а также ряд других

моментов, повело к тому, что большое число подопытных животных было потеряно нами на том или ином этапе подготовительного периода. Достаточно сказать, что из 100 оперированных нами кошек (76 симпатикотомированных и 24 спланхникотомированных) до опыта с тепловым уколом дожило только 43 (24 симпатикотомированных и 19 спланхникотомированных). Между прочим, часть симпатикотомированных кошек погибла от пневмонии, и у нас создалось впечатление, что симпатикотомированные кошки по сравнению с контрольными являются более чувствительными к неблагоприятным внешним температурным условиям, как сквозняк и пр. Специально поставленные опыты с перенесением симпатикотомированных кошек из комнаты с температурой 16.5° Ц в комнату с температурой 3° показали, что при этих условиях они сохраняют свою температуру постоянной. Приводим выписку из протокола.

Симпатикотомированная кошка.Температура комнаты 16.5° С. В 2 ч. 30 м. температура кошки 39.6°. Кошка перенесена в комнату с температурой 3°; в 3 ч. 45 м. температура кошки 39.5°, в 4 ч. 45 м. — 39.5°; после этого кошка снова перенесена в свою комнату с температурой 16.5°.

Та же кошка на согревание реагировала следующим образом: при температуре комнаты 12.5° температура кошки — 39.5°, через 1 час пребывания кошки в согревательном ящике с температурой 27—28° температура ее 40.1°, через 1 час после перенесения снова в комнату с температурой 12.5° температура кошки упала до 38.3°.

Выписка из протокола, относящегося к другой кошке.

Температура комнаты 12.5°, температура кошки 38.6°. Кошка посажена в согревательный ящик с температурой 20—21°. Через 1 час температура кошки 39.1°, температура ящика поднята до 27—28°, еще через 50 мин. температура кошки 40.0°. Кошка вынута из ящика и перенесена в комнату с температурой 12.5°, через 1 час температура копки 38.6°.

Опыты на 24 симпатикотомированных кошках могут быть разделены на две серии: I серия — 9 кошек, у которых мы, за неимением тогда еще подходящей аппаратуры, ограничивались только измерением температуры тела в rectum, и II серия — 15 кошек, у которых мы, кроме измерения температуры тела, определяли еще поглощение O_2. Определение поглощения O_2 производилось нами при помощи респирационного аппарата Крога. Животное помещалось в специальную камеру, которая присоединялась к аппарату Крога, и через всю эту герметически замкнутую систему (аппарат Крога, камера с животным) воздух продувался при помощи специального насоса, который гнал воздух с такой силой, что струя его едва могла преодолеть давление воды в 1 см. Предварительно задолго до постановки опытов животные приучались к камере и во время опытов вели себя в ней совершенно спокойно, часто даже спали во все время опыта. Только в случаях полного покоя мы считали опыты с газообменом правильными; те же опыты, во время которых животное обнаруживало то или другое беспокойство или двигалось в камере, нами забраковывались. Животное получало последний раз еду за 20—22 часа до опыта; самый же опыт с газообменом длился около 1 часа. Учитывалось количество поглощенного за определенный промежуток времени O_2, вычислялась его калорийная ценность при данных температуре и барометрическом давлении по специальным таблицам, затем производился расчет на 1 кг веса животного в 1 час, так что цифры, которые мы приводим в статье как показатель обмена, представляют собой число калорий на 1 кг веса животного в 1 час времени.

Через 2—3 дня после теплового укола, в течение которых производилось измерение температуры тела и обмена, животные усыплялись хлороформом или умерщвлялись при помощи кровопускания. После этого производилось вскрытие для проверки правильности удаления симпатической нервной системы и перерезки нервов; мозг вынимался и фиксировался в 10%-м растворе формалина или в жидкости Кейзерлинга. Для суждения о правильности теплового укола вначале мы производили разрезы мозга, а затем довольствовались только наружным осмотром, так как следы укола хорошо были заметны на поверхности мозга и укол считался нами произведенным правильно, если он проходил через гипоталамическую область, т. е. если следы укола были видны на основании мозга около infundibulum, позади chiasma optici. На рис. 1 приведена фотография такого мозга, причем на месте укола при фотографировании были положены кружочки из черной бумаги.

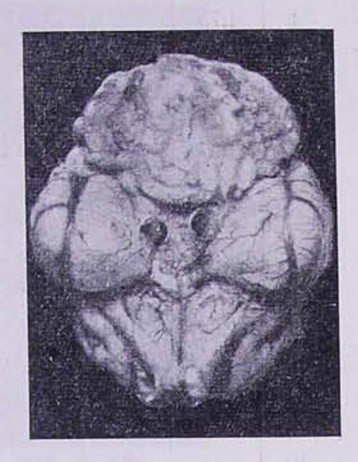


Рис. 1.

Результаты опытов на симпатикотомированных кошках I серии (когда измерялась только температура тела) приведены в табл. 1.

Из девяти кошек этой серии у семи не было повышения температуры тела, у двух (№№ 3 и 10) было повышение температуры тела, но на вскрытии были обнаружены неперерезанными веточки nn. splanchnici.

У симпатикотомированных кошек, у которых тепловой укол не влек за собой повышения температуры тела, можно было вызвать это повышение согреванием животного; так, у кошек №№ 6 и 7 накладывание грелки каждый раз вело к повышению температуры.

На рис. 1 приведен один из примеров —фотография мозга кошки № 9. Видно, что уколы проходят через гипоталамическую область, тем не менее повышения температуры тела у этой кошки не было.

Данные контрольных опытов I серии приведены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, у одной кошки (№ 6) тепловой укол вызвал понижение температуры тела, у двух кошек (№№ 8 и 11) повышение температуры было небольшое и запоздалое — к концу дня или даже на следующий день. У всех же остальных (девять кошек) тепловой укол вызвал обычный в таких случаях эффект — повышение температуры тела.

В табл. 3 приведены данные контрольных опытов II серии (измерение температуры тела и обмена).

Из пяти кошек этой серии у одной кошки (№ 7) укол сопровождался понижением температуры и обмена, но на пятый день после укола наложением грелки можно было вызвать некоторое повышение температуры и обмена; у другой кошки (№ 10) повышения температуры не было, даже наблюдалось небольшое падение, а обмен тем не менее в первый день после укола был повышен. У остальных трех кошек тепловой укол сопровождался и повышением температуры тела, и повышением обмена; у одной из них (№ 4) укол был произведен два раза через шестидневный промежуток времени и оба раза он сопровождался повышением температуры тела и обмена.

На рис. 2 приведен мозг одной из кошек II серии — контрольных (№ 9). Из таблицы видно, что повышение температуры при тепловом

ТАБЛИЦА 3

Контрольные опыты. II серия

№ опыта	Кошки № 3: обмен (в кал./кг · час)	№ 3: температура (в °C)	№ 4: обмен (в кал./кг · час)	№ 4: температура (в °C)	№ 7: обмен (в кал./кг · час)	№ 7: температура (в °C)	№ 9: обмен (в кал./кг · час)	№ 9: температура (в °C)	№ 10: обмен (в кал./кг · час)	№ 10: температура (в °C)
1	1.75		2.65		2.54		3.07	38.6	2.27	38.7
2	2.15		2.62		2.36	38.8	3.01	38.8	2.46	38.1
3	1.87		2.73	39.6	2.74	38.8	2.94	38.7	2.70	38.2
			Тепловой укол.				Тепловой укол.		Тепловой укол.	
4	1.97	39.0	3.90	39.6 40.1	2.48	39.2	3.52	41.0 40.3	3.03	37.2 37.5
	Тепловой укол.				Тепловой укол.					
5	4.34	39.3	3.08	39.5	1.61	34.3	2.85	40.0	1.92	36.3
6	4.53	40.5	2.87	40.0	1.31	31.6 31.9	3.14	39.8 39.4	2.02	37.0
7	2.64	40.6	2.61	38.8	1.31	34.2				
8		39.8	2.16	38.5	0.53	32.6				
9		39.3	2.18	38.8	**2.11**	**36.2**				
			Тепловой укол.							
10		38.8	3.05	34.6 36.2	1.27	34.0				
11			3.00	39.4	1.31	32.4				
12			2.94	39.8						
13			**3.34**	**40.0**						
14			2.83	39.3						
15			2.82	38.7						

Примечание. Цифры, напечатанные жирным шрифтом, обозначают, что в это время кошка лежала на грелке.

уколе нужно рассматривать как результат повышения при этом теплообразования.

Результаты опытов на симпатикотомированных кошках II серии (производилось измерение температуры тела и обмена) приведены в табл. 4.

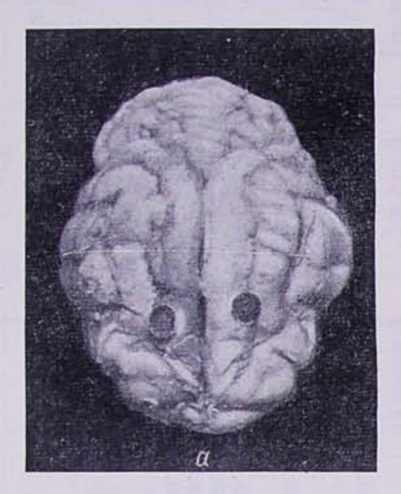
Как видно из табл. 4, из 15 кошек этой серии у 11 кошек тепловой укол не вызвал изменений ни температуры тела, ни обмена, и лишь у четырех кошек (№№ 5, 9, 10, 22) тепловой укол сопровождался повышением обмена и температуры тела. Вскрытие обнаружило, что во всех четырех последних случаях мы имели неполную десимпатизацию животных. На рис. 3 представлен мозг одной из кошек этой серии (№ 18).

Кошке № 23, после того как тепловой укол не вызвал у нее изменений ни в температуре тела, ни в обмене, на третий день после укола, когда температура ее тела была 38.5°, а обмен 2.64 кал./кг · час, мы впрыснули под кожу адреналин и через полчаса после этого снова произвели определение обмена, который оказался теперь 3.50 кал./кг · час, а температура тела 39.5°.

Как известно, одни авторы повышающее температуру тела действие адреналина объясняют его влиянием на центр, другие — его действием на

периферию. Приведенный опыт с очевидностью указывает на периферическое действие адреналина, хотя и не исключает возможности его действия еще и на центр.

Итак, результаты наших опытов с тепловым уколом на симпатикотомированных кошках — отсутствие эффекта при десимпатизации и наличие его при неполной десимпатизации —позволяют сделать вывод, что симпатические нервные волокна представляют собой тот путь, по которому идут импульсы к очагам теплообразования из гипоталамической области при раздражении ее механически уколом. Но эти данные еще не



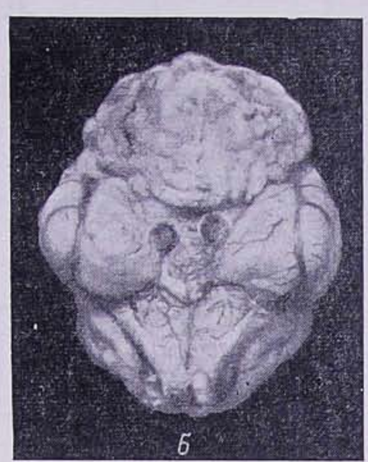


Рис. 2.

решают вопроса, в какой мере участвуют в теплообразовании скелетные мышцы и в какой — брюшные органы, и не решают также вопроса, какова в этом роль надпочечников.

По данным ряда авторов (Döblin u. Fleischmann, 1913; Liljestrand u. Frumerie, 1914, и др.), после экстирпации надпочечников тепловой укол становится недействительным, а между тем адреналин является веществом, вызывающим повышение температуры тела. Секреция же надпочечников осуществляется через nn. splanchnici. И наши случаи с неполной десимпатизацией, когда оставалась неперерезанной иногда только одна тоненькая веточка, идущая к надпочечнику, и тем не менее тепловой укол давал эффект, могли бы быть истолкованы таким образом, что при раздражении уколом гипоталамической области мы вызывали секрецию адреналина, который уже и повышал температуру тела. Другими словами, механизм действия теплового укола мог бы быть сведен к секреции адреналина.

Для решения этого вопроса нами были проведены опыты с тепловым уколом на кошках с предварительно перерезанными на обеих сторонах nn. splanchnici. Этой перерезкой мы рассчитывали вызвать денервацию надпочечников, но оказалось, что одной перерезки nn. splanchnici еще недостаточно для полной денервации их, ибо к надпочечникам часто идут веточки от верхних узлов брюшного пограничного симпатического ствола. За счет как раз этих веточек нужно отнести все случаи неполной денервации надпочечников в наших опытах (кошки №№ 14, 16, 20, 25, 26, 27, 33, 39, 41) из табл. 5, в которой приведены данные опытов со спланхникотомированными кошками. При неполной денервации надпочеч-

ТАБЛИЦА 4

Опыты на симпатикотомированных кошках. II серия

№ опыта	Кошки													
	№ 2		№ 5		№ 6		№ 7		№ 8		№ 9		№ 10	
	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)
1		3.70		3.61	38.7	2.72	39.2	2.34	39.5	2.02	38.9	2.76	39.0	2.18
2		3.38		2.73	38.9	2.75	39.3	2.12	38.9	2.10	38.8	2.78	39.1	2.06
											Тепловой укол.		Тепловой укол.	
3	38.8	3.86	39.3	3.09	38.9	2.50	39.4	2.34	39.1	2.09	40.4	4.00	39.2	2.79
	Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.					
4	37.4	3.76	40.3	4.14	37.0	2.85	38.4	2.06	39.7	1.79	40.1	4.11	40.0	2.65
5	36.6	3.46	40.5	5.99	36.0	2.23	38.7	2.72	40.0	2.02	38.7	3.60	39.0	2.42
6			40.0	3.03	35.5	2.37	38.6	2.48	39.4	2.13	38.9	3.62	39.2	2.43
7					34.8	2.63	38.7	2.71	39.8	2.08				
8									39.1	2.23				
9									39.1	2.16				
									Тепловой укол.					
10									39.5	2.86				
11									40.0	2.39				
12									39.4	2.20				

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

№ опыта	Кошки															
	№ 11		№ 12		№ 15		№ 17		№ 18		№ 21		№ 22		№ 23	
	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)	температура (в °C)	обмен (в кал./кг · час)
1	38.9	2.55	38.5	2.30	39.3	2.74	39.3	2.83	39.0	3.08	39.1	3.15	39.2	2.99	38.7	2.71
2	38.6	2.53	38.6	2.48	39.2	2.83	39.0	3.13	39.0	3.02	39.0	2.83	39.4	2.93	38.7	2.25
	Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.	
3	37.3	2.60	35.5	2.62	39.9	2.87	38.6	3.08	39.0	2.97	39.3	2.67	40.7	3.70	38.8	2.55
4	39.2	2.58	38.8	2.49	39.9	3.02	37.8	3.05	39.1	3.17	39.5	2.64	40.5	3.21	39.3	2.08
5	39.3	2.34	38.6	2.14	Пропуск 2 недели.		37.5	2.82	38.7	2.97	38.8	2.42	39.3	3.14	38.5	2.64
6															Введен подкожно адреналин через 1 час после этого:	
7															39.5	3.50
8																
9					39.0	2.38										

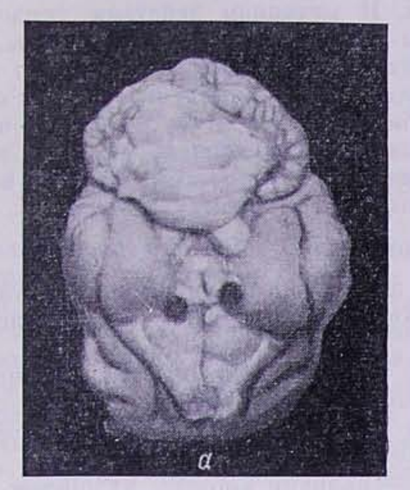
ТАБЛИЦА 5

Опыты на спланхникотомированных кошках

№ опыта	Кошки № 13: температура (в °C)	№ 13: обмен (в кал./кг · час)	№ 14: температура (в °C)	№ 14: обмен (в кал./кг · час)	№ 16: температура (в °C)	№ 16: обмен (в кал./кг · час)	№ 19: температура (в °C)	№ 19: обмен (в кал./кг · час)	№ 20: температура (в °C)	№ 20: обмен (в кал./кг · час)	№ 24: температура (в °C)	№ 24: обмен (в кал./кг · час)	№ 25: температура (в °C)	№ 25: обмен (в кал./кг · час)	№ 26: температура (в °C)	№ 26: обмен (в кал./кг · час)	№ 27: температура (в °C)	№ 27: обмен (в кал./кг · час)
1	38.4	2.07	38.6	2.44	39.4	2.24	—	2.33	38.7	3.08	38.8	3.19	38.9	3.37	39.0	3.16	38.0	2.31
2	38.5	2.58	40.2	2.94	39.0	2.13	—	2.35	39.2	2.66	38.8	3.01	39.1	3.35	38.9	3.03	38.2	2.30
	Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.				Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.				Тепловой укол.	
3	40.4	2.73	40.5	3.78	39.8	2.74	38.7	2.78	40.0	3.75	39.7	3.90	40.0	3.92	39.0	2.90	40.2	2.90
															Тепловой укол.			
4	39.3	2.26	38.0	2.52	39.0	2.19	38.9	2.39	38.9	2.90	38.6	3.26	40.0	3.93	39.6	3.09	40.0	2.47
							Тепловой укол.											
5	38.2	2.03	—	—	—	—	36.2	2.98	38.2	2.50	37.3	2.84	38.6	3.27	39.3	2.90	38.7	2.01
6	—	—	—	—	—	—	35.7	2.66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	38.4	2.92	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

№ опыта	Кошки № 29: температура (в °C)	№ 29: обмен (в кал./кг · час)	№ 32: температура (в °C)	№ 32: обмен (в кал./кг · час)	№ 33: температура (в °C)	№ 33: обмен (в кал./кг · час)	№ 34: температура (в °C)	№ 34: обмен (в кал./кг · час)	№ 35: температура (в °C)	№ 35: обмен (в кал./кг · час)	№ 36: температура (в °C)	№ 36: обмен (в кал./кг · час)	№ 37: температура (в °C)	№ 37: обмен (в кал./кг · час)	№ 39: температура (в °C)	№ 39: обмен (в кал./кг · час)	№ 40: температура (в °C)	№ 40: обмен (в кал./кг · час)	№ 41: температура (в °C)	№ 41: обмен (в кал./кг · час)
1	39.8	2.77	39.0	3.19	38.9	2.01	38.8	2.46	38.5	2.15	39.0	2.72	39.0	2.41	38.0	2.30	39.0	2.78	39.8	2.27
2	39.5	2.68	39.0	3.44	38.9	2.34	40.0	2.63	38.5	2.20	38.8	2.73	38.7	2.38	38.6	2.24	38.7	2.70	39.4	2.30
	Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.		Тепловой укол.	
3	34.3	1.86	35.0	2.00	40.0	2.87	41.0	3.06	37.2	2.78	38.8	3.59	38.5	2.99	39.0	3.13	39.4	4.10	41.0	4.26
4	31.5	1.37	30.9	1.52	40.7	2.70	40.0	2.38	38.3	2.88	38.7	3.52	38.8	2.57	40.5	3.01	36.7	3.08	40.5	3.11
5	—	—	—	—	39.7	2.93	39.3	2.27	37.8	2.24	38.2	3.20	39.0	2.21	39.2	2.70	34.8	2.80	38.9	2.81
6	—	—	—	—	38.8	2.24	—	—	—	—	38.2	3.14	—	—	—	—	—	—	—	—

ников после теплового укола мы имеем повышение температуры и обмена, но и при полной денервации надпочечников (кошки №№ 13, 19, 24, 34, 35, 36, 37 и 40) тепловой укол вызывал повышение обмена и темпе-



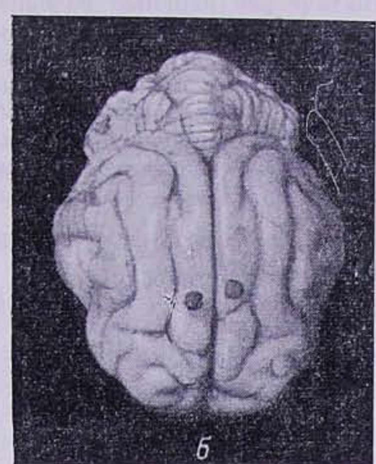
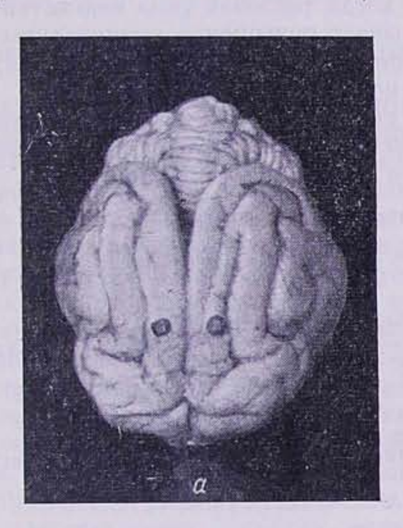


Рис. 3.

ратуры. Правда, повышение температуры тела не было так велико, как у нормальных кошек, а иногда даже отсутствовало, но и в этих последних случаях всегда наблюдалось повышение обмена после теплового укола, хотя и не в такой степени, как у нормальных животных. У двух



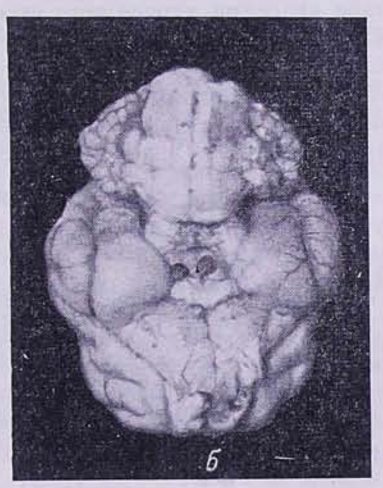


Рис. 4.

кошек (№№ 29 и 32) мы получили в результате укола падение температуры тела и понижение обмена. Укол здесь прошел не совсем обычно.

На рис. 4 приводится фотография мозга одной из спланхникотомированных кошек (№ 13).

Итак, опыты последней серии, когда при полной денервации надпочечников тепловой укол вызывал повышение температуры и обмена, дают

нам право сделать вывод, что механизм действия теплового укола нельзя свести только к секреции адреналина, а нужно еще допустить прямое влияние со стороны гипоталамической области на скелетные мышцы через симпатические нервные волокна. И механизм действия теплового укола мы должны представить таким образом, что, с одной стороны, при раздражении гипоталамической области уколом импульсы идут по симпатическим волокнам прямо к мышцам, а может быть, и к другим органам, вызывая в них повышение обмена, и, с другой стороны, — через nn. splanchnici к надпочечникам, вызывая секрецию адреналина, который в свою очередь действует на мышцы и другие органы, вызывая в них повышение обмена и в результате повышение температуры тела.

ВЫВОДЫ

1. Повышение температуры тела при тепловом уколе есть результат повышенного при этом теплообразования, за что говорит увеличение поглощения O_2 после теплового укола.

2. После полной десимпатизации тепловой укол оказывается недейстительным, откуда следует, что симпатические нервные волокна представляют собой тот путь, по которому импульсы из гипоталамической области достигают очагов теплообразования.

3. При неполной десимпатизации — наличии веточек, идущих к надпочечнику, — тепловой укол действителен, что указывает на участие надпочечников в повышении температуры после теплового укола.

4. После полной денервации надпочечников и симпатической денервации внутренностей тепловой укол также действителен, откуда следует, что импульсы из гипоталамической области идут по симпатическим волокнам прямо к мышцам, вызывая в них повышение обмена.

5. После полной десимпатизации, когда тепловой укол недействителен, подкожное введение адреналина вызывает повышение температуры и обмена, что свидетельствует о периферическом действии адреналина, хотя и не исключает возможности еще и центрального действия его.

6. Механизм действия теплового укола двоякий: 1) непосредственное влияние со стороны гипоталамической области на очаги теплообразования и 2) через посредство выделяющегося при этом адреналина.

Литература

Павлов И. П. (1921), Юбил. сборн. в честь 50-летия А. А. Нечаева. Пгр.
(Синельников Е). E. Sinelnikow (1910), Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Bd. 1—2, S. 279.
Barbour H. G. (1912), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 70, S. 1.
Barbour H. G. a. A. L. Prince (1914—1915), Journ. of Pharmacol. a. Exp. Therap., v. 6.
Döblin A. u. P. Fleischmann (1913), Ztschr. f. klin. Med., Bd. 78, S. 275.
Freund H. (1913), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 72, SS. 295 u. 304.
Freund H. u. S. Janssen (1923), Pflüg. Arch., Bd. 200, S. 96.
Freund H. u. E. Schlagintweit (1914), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 76, S. 303.
Freund H. u. R. Strasmann (1912), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 69, S. 12.
Girard H. (1886), Arch. de physiol. norm. et pathol., p. 281.
Girard H. (1888), Arch. de physiol. norm. et pathol., p. 312.
Hashimoto M. (1915), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 78, S. 394.
Isenschmid R. (1926), Handb. d. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 17.
Jacobi C. (1913), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 72, S. 129.
Liljestrand G. u. K. Frumerie (1914), Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 31, S. 321.
Rogers F. T. (1928), Amer. Journ. of Physiol., v. 86, p. 639.
Schulze O. (1900), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 43, S. 193.
Walbaum H. (1913), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 72, S. 153.

ФИЗИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

Ввиду существования значительного разнообразия в пользовании признаками классификации нервных волокон, в пользовании терминологией и в определении понятия «вегетативная нервная система» ниже приводятся вкратце терминология и классификация вегетативной нервной системы, необходимые для понимания настоящего отдела.

Все центробежные нервные волокна можно разделить на две большие группы: одну составят двигательные волокна поперечнополосатых мышц, другую — все остальные центробежные волокна, в том числе и открытые Букке акцессорные нервные волокна поперечнополосатой мышечной ткани. Первая группа, по примеру Ленгли, обозначается словом «соматические», вторая — словом «вегетативные», или «автономные» (два последних термина применяются как синонимы). Под вегетативной, или автономной, нервной системой в настоящей статье подразумевается вся совокупность вегетативных волокон с их узлами, трофическими центрами и теми ядрами центральной нервной системы, под контролем которых они находятся.

ОСНОВНЫЕ ОТЛИЧИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ВОЛОКОН ОТ СОМАТИЧЕСКИХ

Соматические волокна являются отростками периферических нейронов, имеющих клеточные тела в передних рогах серого вещества спинного мозга или в аналогичных им отделах продолговатого и среднего мозга, и распространяются на периферии вплоть до рабочей ткани. Вегетативные же волокна являются отростками предпоследних нейронов, с клеточными телами в боковых рогах серого вещества спинного мозга или в их аналогах в продолговатом и среднем мозгу. На периферии они не достигают непосредственно рабочих тканей, а прерываются в более или менее значительных периферических нервных узлах, вступая в связь с находящимися в этих узлах периферическими нервными клетками, отростки которых уже в составе ветвей периферических узлов достигают иннервируемых тканей. Весь путь, таким образом, распадается на преганглионарный (предузловой) и постганглионарный (послеузловой) участки. Отсюда и название «ганглионированная нервная система», употребляемое некоторыми авторами.

По представлению Гаскелла, всякая рефлекторная дуга состоит по меньшей мере из трех нейронов: 1) а ф ф е р е н т н о г о, или приносящего импульсы с периферии, 2) к о н н е к т о р н о г о, или соединительного, и 3) э ф ф е к т о р н о г о, или исполнительного (выносящего). В соматической системе коннекторный нейрон со всеми своими отрост-

[1] Больш. медиц. энцикл., т. 4, М., Изд. «Советская энциклопедия», 1928, стр. 507. (*Ред.*).

ками находится внутри центральной нервной системы, там же где и тело эффекторного нейрона. В вегетативной же системе эффекторные нейроны мигрировали на периферию, ближе к тканям, в силу чего вытянутыми на периферию в виде преганглионарных волокон оказались отростки коннекторных нейронов. Места связи (синапсы) между преганглионарными волокнами и ганглиозными клетками характеризуются наличием своеобразного связующего аппарата или вещества (junctional tissue, или «рецептивной субстанции» Ленгли), очень чувствительного к никотину, который дает сначала явления возбуждения (следовательно, и деятельности иннервируемого органа), а затем паралича, выражающегося прекращением передачи импульсов с преганглионарного участка на постганглионарный. Таким образом, отравление никотином может служить средством и для обнаружения периферических перерывов, и для определения локализации перерыва в том или ином узле (см. ниже — никотинный метод), а также и для установления самого факта вегетативной иннервации того или иного органа (раздражение узлов никотином). Наличие обязательного перерыва в периферических узлах, однако, обнаруживается не только указанным отношением к никотину, но и наблюдениями над перерождением нервных волокон после отделения их от клеточных тел (трофических центров): перерезка спинномозговых и черепных нервов, содержащих автономные (вегетативные) волокна, ведет к перерождению их только до периферических нервных клеток, тогда как двигательные волокна скелетной мускулатуры перерождаются вплоть до внутримышечных (гиполеммальных) концевых приборов. Мякотные вегетативные волокна значительно тоньше соматических.

ОБЩАЯ КОНСТРУКЦИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В то время как соматические волокна характеризуются сегментарным выходом на всем протяжении спинного и продолговатого мозга и правильным метамерным распределением на периферии, вегетативные волокна отходят только от определенных участков центральной нервной системы, отделенных друг от друга более или менее значительным числом сегментов, не дающих начала вегетативным волокнам. Отделами, дающими начало вегетативным волокнам, являются: 1) область четверохолмия, или средний мозг (вегетативные волокна n. oculomotorius); 2) продолговатый мозг (вегетативные волокна n. facialis, n. glossopharyngeus, n. vagus; 3) торако-люмбальный отдел спинного мозга от I—II торакального до III—IV люмбального сегмента (вегетативные волокна, вступающие по rami communicantes albi в симпатический ствол) и 4) нижняя крестцовая часть спинного мозга от III до IV сакрального сегмента (вегетативные волокна крестцового сплетения, образующие n. erigens, s. pelvicus).

Вегетативная нервная система по месту выхода волокон из центральной нервной системы подразделяется на три отдельные системы: 1) краниальную со среднемозговой и бульбарной частями ее, 2) торако-люмбальную и 3) сакральную. По целому ряду оснований принято краниальную и сакральную системы рассматривать как два обособленных отдела одной и той же системы, обозначаемой термином «парасимпатическая система» и противопоставляемой системе торако-люмбальной, или «симпатической». Основания эти заключаются в следующем. Все волокна торако-люмбальной системы, выйдя из спинномозгового канала в составе передних корешков II тора-

кального—III люмбального нервов, по rami communicantes albi вступают в пограничные симпатические стволы. Они имеют перерыв у клеток тех или иных симпатических узлов (вертебральных или паравертебральных) и через посредство отходящих отсюда постганглионарных волокон иннервируют все без исключения области тела, приобретая, таким образом, значение универсального иннервационного аппарата. Волокна краниального и сакрального отделов к симпатической цепочке отношения не имеют и только на периферии смешиваются с симпатическими волокнами в тех или иных сплетениях. Перерыв преганглионарных волокон краниальной и сакральной систем происходит в отдельных узлах, расположенных далеко на периферии, нередко на поверхности или даже в толще иннервируемых органов (g. ciliare, g. oticum, g. sphenopalatinum, внутрисердечные узлы, клетки ауербаховского и мейснеровского сплетений, большие количества узлов и отдельных нервных клеток в толще подчелюстной слюнной железы, матки, мочевого пузыря, rectum). Области влияния парасимпатической системы сравнительно ограничены: среднемозговая часть краниального отдела иннервирует исключительно глазное яблоко, бульбарная — сердце и все органы, эмбриологически возникшие из передней кишки (пищеварительный канал, за исключением нижней части colon и rectum, все обособленные пищеварительные железы, бронхи и легкие), наконец, сакральная система иннервирует тазовые органы, эмбриологически развивающиеся из задней кишки, и наружный ано-генитальный аппарат. Таким образом, имеются области тела, получающие только симпатическую вегетативную иннервацию, и области с двойной вегетативной иннервацией — симпатической и парасимпатической.

Дальнейшее отличие симпатической от парасимпатической системы заключается в различном отношении к ядам и гормонам. Симпатическая нервная система, состоящая в эмбриологическом родстве с хромаффинной системой, находится с ней и в функциональной связи; продукт мозгового вещества надпочечника и других хромаффинных клеток — адреналин — возбуждает места связи всех симпатических волокон с эффекторными органами, вызывая таким образом все периферические симпатические эффекты. Это явление характеризуют словами: адреналин является симпатомиметическим ядом, а места связи органов и симпатических окончаний содержат адреналинотропную рецептивную субстанцию. Кроме адреналина, симпатомиметическим действием характеризуются яды тетрагидро-β-нафтиламин и эфедрин. Наряду с этим эрготоксин оказывается ядом, парализующим места связи всех возбуждающих волокон симпатической системы с их эффекторными органами; большинство тормозных симпатических и все парасимпатические волокна эрготоксином не парализуются. Напротив, все волокна парасимпатической системы характеризуются наличием в периферических аппаратах рецептивной субстанции, холинотропной, потому что все их эффекты могут быть вызваны холином и его дериватами (например, ацетилхолином). Все эти агенты получили название «парасимпатомиметические» агенты. Кроме холина и его производных, таким же действием обладают пилокарпин и физостигмин. Довольно распространенное утверждение, что атропин парализует все окончания парасимпатических волокон, неправильно, так как, с одной стороны, большой ряд парасимпатических эффектов не страдает от атропина (пример: тормозящее влияние n. vagus на гладкую мускулатуру кардиального сфинктера), с другой стороны, атропином парализуются все двигательные волокна гладкой мускулатуры кишечника и все секреторные волокна независимо от принадлежности к парасимпатической или симпатической системе (например,

потовые), так что никакого обобщающего правила в вопросе о влиянии атропина на вегетативные волокна установить нельзя.

В особый отдел, хотя и подчиненный другим вегетативным отделам, но обладающий значительной степенью самостоятельности и не укладывающийся в вышеприведенную схему, должны быть отнесены ауербаховское и мейснеровское сплетения (enteric system Ленгли, интрамуральная система Мюллера).

Наконец, по мнению А. В. Леонтовича, все периферические ткани пронизаны сетевидным нервным образованием с периферическими нервными клетками. Это образование напоминает диффузную нервную систему низших организмов и, быть может, является ее рудиментом.

Совершенно особое положение занимают сосудорасширяющие волокна. За исключением небольшого числа сосудорасширителей, берущих начало в средних грудных сегментах спинного мозга, входящих в состав симпатической системы и обслуживающих некоторые внутренние органы, в том числе сердце, и слизистую оболочку щечной области, все остальные вазодилататоры покидают спинной мозг не в составе передних корешков, как все автономные волокна, а в составе задних корешков и притом корешков тех сегментов спинного мозга, которые не дают автономных волокон и являются разделительными зонами между симпатической и парасимпатической системами. Мало того, обнаружилось, что нет никаких оснований для признания в задних корешках центробежных волокон с трофическими центрами в сером веществе и с перерывом на периферии, а сосудорасширяющие эффекты должны быть приписаны «антидромному» проведению импульсов по тем же афферентным волокнам, которые имеют свои трофические центры в спинальных ганглиях. Такое толкование становилось тем более неизбежным, что был обнаружен ряд местных сосудорасширительных реакций на периферии, которые могли быть объяснены только как аксон-рефлексы, основанные на ветвлении отростков клеток спинальных ганглиев с распределением коллатералей между рецепторными аппаратами, с одной стороны, и сосудами — с другой. Эти факты исключают главную массу сосудорасширителей из автономной системы, так как ни одно из основных правил не оказывается здесь применимым. Но наряду с этим сосудорасширители описываемой группы обнаруживают характерное для парасимпатических волокон отношение к ацетилхолину. На основании этого, а также ввиду и других частных случаев несоответствия морфологической принадлежности тех или иных волокон с их отношением к симпатомиметическим или парасимпатомиметическим ядам, Франк предлагает отказаться совсем от морфологической классификации волокон и заменить ее физиологической, по признаку наличия адреналинотропной или холинотропной рецептивной субстанции. Франк предлагает даже термины «физиологический симпатикус» и «физиологический парасимпатикус» для противопоставления их морфологическим симпатикусу и парасимпатикусу. Это предложение уже и проводится некоторыми клиницистами, но, конечно, ничего, кроме путаницы, внести не может: нельзя придавать все новые и новые значения терминам, уже упрочившимся для обозначения определенных морфологических отношений. Как бы ни были важны новые признаки классификации, они не могут подорвать значения классификации морфологической.

В самое последнее время Кен Куре и его сотрудники показали, что после перерезки задних корешков тотчас выше (центральнее) спинальных ганглиев перерождаются только толстые мякотные нервы, тонкие же сохраняются. В соответствии с этим оказывается, что в спинном мозгу известные клетки между передним рогом и substantia gelatinosa подвер-

гаются хроматолизу и дегенерации. Эти тонкие волокна должны заканчиваться в спинальных ганглиях. Авторы рассматривают их как парасимпатические и считают, что ими осуществляется вазодилатация, наступающая при раздражении задних корешков, а может быть также и трофическое и тоническое влияние задних корешков на произвольную мускулатуру. Если данные японских авторов подтвердятся, можно будет говорить о трех парасимпатических отделах и признать парасимпатическую иннервацию органов и тканей столь же универсальной, как и симпатическую. Старые данные А. С. Догеля о клеточном составе спинальных ганглиев делают такую точку зрения вполне вероятной.

ФУНКЦИИ

Как явствует из самого определения вегетативной нервной системы, среди вегетативных волокон надо различать по меньшей мере следующие отдельные виды: 1) секреторные волокна желез с внешней секрецией, 2) секреторные волокна желез с внутренней секрецией, 3) сосудодвигательные волокна (сосудосуживающие и сосудорасширяющие), 4) возбуждающие и тормозные нервы для гладкой мускулатуры внутренних органов, 5) центробежные нервы, регулирующие сердечную деятельность, 6) двигательные волокна гладкой мускулатуры покровов и их придатков (волос, перьев и т. д.), 7) двигательные и тормозные волокна для специальных типов сократительных клеток (например, пигментных клеток кожи амфибий и рыб и т. п.), 8) акцессорные волокна для поперечнополосатых мышц (Букке), 9) тимофеевские волокна для рецепторных аппаратов, 10) центробежные волокна, вступающие из симпатических узлов по rami communicantes grisei в спинной мозг.

Секреторные нервы желез с внешней секрецией

Эти нервы обнаружены впервые Людвигом в 1851 г. Он показал, что перерезка chorda tympani обрывает секрецию из подчелюстной и подъязычной желез, раздражение же периферического конца chorda tympani ведет к обильному току слюны. Так как в то время некоторые авторы склонны были рассматривать секрецию как процесс фильтрации из кровяного тока, а Клод Бернар (1851 г.) открыл сосудодвигательные (суживающие) нервы, то Людвиг должен был представить доказательства того, что открытый им факт есть результат прямого воздействия нервов на железистые клетки и вызванной этим воздействием работы их. Людвиг блестяще показал это в том же 1851 г., произведя свой классический опыт с одновременным измерением давления в артериальной системе и в протоке подчелюстной слюнной железы. Оказалось, что при слюноотделении, вызванном раздражением chorda tympani, давление в протоке значительно превосходит кровяное давление в крупных артериях, а тем более в капиллярах, из которых должна была осуществляться «фильтрация» слюны. Далее было показано, что слюна не только количественно, но и качественно резко отличается своим составом от состава жидкой части крови (например, содержанием муцина). Эти факты сделали совершенно бесспорной точку зрения Людвига и повели к всеобщему признанию секреторных нервов для подъязычной и подчелюстной слюнных желез.

Дальнейшее осложнение в учении об этих нервах связано с открытием влияния на секрецию подъязычной железы шейного симпатического нерва (Людвиг, 1856 г.). Клод Бернар (1858 г.) и Экгард (1860 г.), показали, что в то время как chorda tympani дает обильное отделение

жидкой, бедной органическими компонентами слюны, n. sympathicus вызывает очень умеренное отделение слюны с большим содержанием органических веществ. Для объяснения этих данных Гейденгайн (1868 г.) развил учение о двух типах волокон, управляющих работой желез: о «секреторных» волокнах, вызывающих выведение железистыми клетками воды и солей, и о «трофических» волокнах, определяющих выработку и выведение специфических органических продуктов, например муцина, ферментов и т. п. Эта точка зрения вызвала возражения со стороны ряда исследователей, в частности со стороны Лентли, пытавшегося объяснить те же факты с точки зрения единой секреторной иннервации, сопутствуемой различной сосудодвигательной иннервацией. Именно, chorda tympani дает слюну обильную и жидкую якобы потому, что содержит секреторные волокна в комбинации с сосудорасширителями (Клод Бернар, 1858 г.), а n. sympathicus дает слюны мало, так как секреторные волокна сопутствуются вазоконстрикторами (Клод Бернар, 1851 г.); связанная с вазоконстрикцией местная асфиксия железистых клеток должна являться причиной усиленной выработки специфического продукта (муцина). Однако Б. П. Бабкину в лаборатории И. П. Павлова удалось показать (1913 г.), что если наблюдать за ходом кровоснабжения слюнной железы собаки в естественных условиях ее работы при рефлекторном возбуждении с полости рта, то при применении в качестве раздражителей как кислоты, так и пищевых агентов получается одинаковое активное расширение кровеносных сосудов и увеличение кровоснабжения железы, между тем как в первом случае рефлекторно отделяется слюна жидкая, а во втором — богатая муцином.

Таким образом, в настоящее время можно считать твердо установленным существование этих двух различных, но прямых влияний нервной системы на железу: на выработку специфических продуктов и на выведение воды («трофическое» и «секреторное») — явление, очень важное для понимания сложных отношений между характером раздражений и характером отделительной работы желез.

Деятельность подчелюстной слюнной железы всецело определяется нервными влияниями. Гуморальный механизм в обычаях условиях совершенно подавлен и выступает только в случаях перерезки и перерождения chorda tympani в форме непрерывной, но очень небольшой по размерам «паралитической» секреции (Клод Бернар, 1864 г.), снова исчезающей при регенерации нерва. Паралитическая секреция наступает обычно уже в первые сутки, иногда через 4 часа после перерезки chorda. Перерезка n. sympathicus в первые двое суток обрывает паралитическую секрецию, в более поздний период не отражается на ней (Ленгли). Это позволяет объединить различные объяснения паралитической секреции, предложенные разными авторами. Именно, в согласии с Бредфордом (1888 г.) можно допустить, что по волокнам chorda tympani проводятся постоянные задерживающие импульсы, препятствующие непрерывной секреции под влиянием гуморальных агентов, а по симпатическому нерву — импульсы, повышающие возбудимость железы. Далее, в согласии с Ленгли можно принять постепенное, развивающееся в течение нескольких суток повышение возбудимости железистых элементов, лишившихся секреторной иннервации.

Установление современного учения о секреторных нервах слюнной подчелюстной железы проделало, как мы видим, очень сложный путь. Понятно, что еще больше затруднений возникает там, где наряду с нервным механизмом в работе желез существенное значение обнаруживает механизм гуморальный и где наряду с нервными приборами возбуждаю-

щего характера имеют место нервные же аппараты тормозного значения (желудочные и поджелудочная железы).

Несмотря на ряд наблюдений, говоривших за зависимость работы желудочных желез от нервной системы (Вильсон, Филипп, Фрерихс, Клод Бернар, Браше, Лонже и др.), несмотря на утверждения Вюльпиана и Клода Бернара, что они видели при раздражении блуждающих нервов секрецию желудочного сока, несмотря, наконец, на указания Биддера и Шмидта на отделение желудочного сока у животных при одном только виде пищи и указания Рише на рефлекс с полости рта на желудочные железы у человека, — Гейденгайн, так много сделавший для упрочения и уточнения наших представлений об иннервации слюнных желез, еще в 1886 г., т. е. через 35 лет после открытия Людвигом первых секреторных нервов, утверждал, что «извне подходящие к желудку нервы не обладают никаким заметным непосредственным влиянием на работу желудочных желез». Такой взгляд объяснялся тем, что Гейденгайну не удалось получить секреции при раздражении блуждающих нервов и чревных нервов (n. splanchnicus) и продолговатого мозга, так же как Эдриану, Шиффу и Пинкусу при раздражении nn. splanchnici. Кроме того, Гейденгайну при работе с изолированным по его способу желудочком ни разу не пришлось наблюдать так называемого психического отделения, о котором говорили Рише, Биддер и Шмидт. Но как раз этот факт является лучшим доказательством секреторной роли блуждающих нервов: отделения не было именно потому, что в гейденгайновском слепом мешке были перерезаны ветви блуждающих нервов.

В таком положении вопрос оставался до 1889 г., когда И. П. Павлову и Е. О. Шумовой-Симановской удалось выработать совершенно особенную методику и при помощи ее доказать несомненно секреторное значение блуждающих нервов. Прежде всего, соединив на одной и той же собаке эзофаготомию с гастростомией, Павлов и Шумова-Симановская установили посредством «мнимого кормления» существование рефлекса с полости рта на желудочное отделение — рефлекса, бесследно исчезающего при перерезке блуждающих нервов. Исходя из наблюдений А. А. Нечаева над задержкой желудочной секреции под влиянием различных чувствительных раздражений, Павлов высказал предположение, что неудача Гейденгайна и других авторов при попытках вызвать секрецию раздражением блуждающих нервов зависела от ряда неблагоприятных условий вивисекционной обстановки, как-то: сильных болевых раздражений, травматизации желудочной стенки, введения в кровь ядов, как кураре. Для устранения этих тормозящих влияний Павлов и Шумова-Симановская применили методику, выработанную за год до этого Павловым же для поджелудочной железы: собаке заблаговременно налагали желудочную фистулу и перерезали один из блуждающих нервов под диафрагмой, затем производили эзофаготомию и, наконец, уже после полного выздоровления животного перерезали второй блуждающий нерв на шее и брали его на нитку. Опыт ставили только на следующий день после перерезки, причем собака находилась в совершенно обычной обстановке. Во всех без исключения случаях раздражение блуждающего нерва на шее вызывало отделение желудочного сока. После этих опытов роль блуждающих нервов как секреторных нервов желудка получила общее признание.

Данные Павлова и Шумовой-Симановской как в отношении секреторных, так и в отношении секреторно-задерживающих волокон подтверждены в обстановке острых опытов В. Г. Ушаковым (1896 г.) в лаборатории Павлова. В этих же работах мы находим указания на необходимость признания влияний со стороны n. vagus еще и на секрецию желу-

дочной щелочной слизи. Впоследствии учение об этих «слизегонных» волокнах n. vagus особенно развито В. В. Савичем (1922 г.).

Далее, как показали работы Н. П. Юргенса (1892 г.), О. И. Лобасова (1896 г.), А. М. Чешкова (1902 г.) и Л. А. Орбели (1904 г.), в блуждающем нерве должно быть признано наличие как «секреторных», так и «трофических» волокон (в гейденгайновском значении этих терминов) для желудочных желез, так как при перерезках блуждающих нервов желудочная секреция ограничивается не только в смысле выключения определенных форм рефлекторных реакций, но и в смысле уменьшения общего количества и в особенности ферментативной способности сока. Орбели (1904 г.) подчеркивает, кроме того, постепенное, медленно развивающееся понижение возбудимости желудочных желез также и в отношении гуморальных раздражителей, что заставляет думать еще о каких-то других «трофических» функциях n. vagus: и действительно, есть указания на структурные изменения в строении пепсиновых желез под влиянием перерезки блуждающих нервов.

Таким образом, в парасимпатической системе мы видим наличие нервных волокон различного функционального значения для желудочных желез (водо- и кислотогонных, пепсиногонных, слизегонных и секреторно-задерживающих).

Вопрос об участии симпатического нерва в секреторной работе желудочных желез оставался до последнего времени совершенно не разработанным: хотя многими допускалась возможность секреторных влияний его, но прямые факты, подтверждающие эту возможность, представлены только недавно.

Н. Н. Кудрявцев и Г. В. Фольборт (1925 г.) в полухронической форме опыта показали, что раздражение периферического конца n. splanchnicus вызывает секрецию желудочного сока. Необходимым условием является заблаговременная, дня за три-четыре, перерезка n. splanchnicus, с одной стороны, в целях устранения болевых раздражений от препаровки его, с другой — для перерождения сосудосуживающих, а может быть, и специальных секреторно-задерживающих волокон. Секреторные волокна перерождаются несколькими днями позже. С этими данными вполне гармонируют данные Ю. В. Сиротинина младшего (1923 г.) из клиники М. П. Аринкина и лаборатории И. П. Павлова, получившего под влиянием адреналина усиление желудочной секреции у больных ахиликов и у собак с павловским желудочком. В данных Сиротинина особого внимания заслуживает факт длительного влияния адреналина на ахиликов; однократное применение адреналина обусловливает наличие секреторной реакции на пробный завтрак в течение многих дней. Это свидетельствует как бы о повышении возбудимости секреторного аппарата в отношении обычных натуральных раздражителей из пищевой кашицы и заставляет думать о наличии в симпатической системе не только волокон секреторных, но и волокон, регулирующих возбудимость желез (ср. выше данные Орбели о перерезке n. vagus и ниже учение Орбели о симпатической иннервации мышц, рецепторов и центральной нервной системы).

О секреторно-возбуждающем действии адреналина говорят также Юкава, Лепер-Верпи, Лим и другие авторы. Но наряду с этим действием Гесс и Гундлах, а также Ратлин получили от адреналина торможение желудочной секреции.

Гуморальный механизм желудочной секреции, так долго проповедывавшийся Гейденгайном, но затем временно затененный работами Павлова и его школы, оказался бесспорным пособником механизма нервного. Он представлен на два лада: с одной стороны, как показали исследова-

ния Кримберга (1913 г.), некоторые из экстрактивных веществ мяса вызывают секрецию кислого желудочного сока при внутривенном введении, что вполне согласуется со старыми взглядами Гейденгайна и с более поздними указаниями И. П. Разенкова; с другой стороны, как показал Эдкинс (1906 г.), целый ряд агентов (экстрактивные вещества мяса и овощей, декстрины, пептоны и т. д.) вызывает в пилорической части желудка продукцию особого гормона — «пилорического секретина», или «гастрина», который, всасываясь в кровь, обусловливает секрецию сока из фундальной области. Интересно, что в отличие от «дуоденального секретина» Бейлиса и Старлинга, являющегося возбудителем поджелудочной железы, пилорический секретин Эдкинса действует не прямо на секреторные клетки, а на какие-то периферические части нервного прибора, так как действие пилорического секретина угнетается атропином.

Не менее длинную и сложную историю имеет и вопрос о секреторных и секреторно-задерживающих волокнах для п о д ж е л у д о ч н о й ж е л е з ы. Уже в 1888 г. Павлов применил свой безукоризненный метод предварительного наложения поджелудочной фистулы и заблаговременной (за несколько дней до раздражения) перерезки блуждающих нервов и в таком полуостром-полухроническом опыте получил секреторный эффект на pancreas от раздражения блуждающих нервов. Он указал на вредное вмешательство тормозных и сосудодвигательных влияний при обычных условиях острого экспериментирования. Под руководством И. П. Павлова в 1909 г. В. В. Савич разработал методику острых опытов, свободную от этих препятствий, и получил совершенно отчетливые эффекты. Однако еще в течение почти полутора десятков лет секреторные влияния нервов на pancreas или подвергались сомнению, или даже совсем отрицались. Причиной этого явилась, с одной стороны, чрезвычайная трудность воспроизведения опытов Павлова и Савича для большинства экспериментаторов, с другой — слишком большое увлечение Павлова нервным механизмом, увлечение, приведшее его к попытке истолковать как «местный рефлекс» секрецию поджелудочной железы под влиянием введенной в duodenum кислоты после полного разобщения железы и duodenum от центральной нервной системы и вырывания всего солнечного сплетения (работа Л. Б. Попельского) и к утверждению (1897 г.), что «нужно быть любителем очень натянутых догадок, чтобы и при этих фактах продолжать еще думать о другой связи кислоты с pancreas, кроме рефлекторной».

Через 5 лет после этого утверждения, в 1902 г., Бейлис и Старлинг продолжили несколько дальше опыт Павлова и Попельского и показали, что секреция поджелудочного сока получается и после удаления duodenum, если приготовленный на кислоте и затем нейтрализованный экстракт дуоденальной слизистой оболочки ввести животному в вену. Секреция не прекращается и после введения в кровь атропина, так же как и секреция при введении кислоты в duodenum. Таким образом, «местный рефлекс» должен был уступить место впервые обнаруженному и доказанному гуморальному механизму, действию гормона, названного секретином. В то время как Павлов, проверяя опыты Бейлиса и Старлинга, получил положительные результаты и сразу же признал правильность их толкования, английские авторы не смогли воспроизвести надлежащим образом опыты с раздражением блуждающих нервов и стали вовсе отрицать существование секреторных нервов. Они признали их только через несколько лет, когда один из сотрудников Павлова, Г. В. Анреп (младший), правильно воспроизвел при них опыт Савича с раздражением

блуждающих нервов в вивисекционной обстановке и указал причину их неудачи — применение морфийного наркоза.

Секреторно-задерживающие волокна, являвшиеся тормозом в деле развития наших знаний об иннервации pancreas, были подробно изучены В. В. Кудревецким, Л. Б. Попельским и Г. В. Анрепом. Попельский (1906 г.) испытывал их влияние, раздражая отдельные веточки n. vagus после его расщепления в грудной полости, на фоне отделения, вызванного кислотой или раздражением другого n. vagus. Анреп (1914 г.) подтвердил данные Павлова и Попельского, раздражая n. vagus на фоне отделения, вызванного кислотой, секретином или предварительным длительным раздражением второго блуждающего нерва.

В своей позднейшей работе, произведенной в лаборатории Старлинга, Анреп (1916 г.) пытается объяснить природу тормозных влияний не первичным истинным торможением секреторной работы, как считали Павлов и Попельский, а сокращением до полного закрытия железистых протоков. Однако данные, легшие в основу этого взгляда, Павлов считает мало убедительными и остается при старом мнении. И действительно, бывают случаи многочасового (см. Дионесов, 1926 г.) и даже многодневного задерживания работы поджелудочной железы, которые едва ли можно свести на закрытие протоков и скопление секрета в полостях альвеол.

Роль нервной системы в работе кишечных желез оказывается значительно более ограниченной. Все главнейшие случаи работы этих желез при пищеварении и при периодической деятельности протекают вполне удовлетворительно и после полной денервации кишечной петли (Орбели, Савич, Левин). По-видимому, какую-то роль играют внутристеночные нервные приборы, так как денервированная петля прекращает под влиянием атропина периодическую работу (А. Н. Крестовников). Однако несомненно, что нервные ветви n. vagus, а может быть и симпатического нерва, остаются не без влияния. Моро еще в 1868 г. показал, что денервация кишечной петли сопровождается очень обильной «паралитической секрецией». Это указание подтвердил Ганау, Лафайет-Мендель, Фаллуаз, Мольнар. По наблюдениям Орбели и его сотрудников, произведенным в условиях хронического опыта, эта паралитическая секреция длится только несколько дней, уступая в дальнейшем место повышенной реактивности кишечных желез в отношении кровяных и местно действующих раздражителей. Периодическая секреция денервированной петли характеризуется более растянутыми и вялыми периодами работы. Эти данные говорят в пользу наличия волокон, регулирующих функциональную способность кишечных желез, но не обусловливающих самого наступления функциональной деятельности. Вопрос о принадлежности этих волокон к симпатической или парасимпатической системе остается открытым, так как при денервации перерезаются волокна обеих систем. В. В. Савич и Н. Сошественский (1917 г.), раздражая в обстановке острых опытов блуждающие нервы, получили некоторое усиление секреции и, главным образом, повышение продукции ферментов («трофическое» влияние в гейденгайновском смысле). Относительно влияния вегетативной нервной системы на выработку желчи, по-видимому, каких-либо определенных данных не имеется.

Все приведенные данные об иннервации пищеварительных желез отчетливо показывают, что установившееся у некоторых авторов представление об обязательном антагонизме симпатической и парасимпатической систем в иннервационных влияниях на те или иные органы и функции слишком схематично и обобщено. На всем протяжении пищеварительного

тракта мы встречаем скорее явления распределения однородных функций между двумя системами и, во многих случаях, явления бесспорного синергизма их; наряду с этим внутри одной системы бесспорно наличие антагонистических волокон.

Далее следует отметить неправильность признания атропина за яд, парализующий специально парасимпатические окончания. В случае желез с внешней секрецией он является ядом, парализующим секреторные волокна, как парасимпатические, так и симпатические, хотя и с неодинаковой легкостью; например, в случае подчелюстной слюнной железы волокна chorda tympani (parasympathicus) парализуются при значительно меньших дозах, чем симпатические. Но и внутри одной системы могут наблюдаться подобные же отличия, например, в случае поджелудочной железы в составе n. vagus волокна «трофические» (по Гейденгайну) парализуются меньшими дозами, чем «секреторные»: при очень малых дозах атропина n. vagus продолжает вызывать секрецию поджелудочного сока, но с очень низким содержанием органических веществ и ферментов. Наконец, секрецию кишечного сока под влиянием раздражения блуждающих нервов атропин не парализует.

Далее отчетливо выступает факт доминирующего влияния центральной нервной системы через посредство вегетативных волокон на железы, расположенные в области головы, вблизи наружной поверхности тела с ее экстерорецепторами, и постепенного ослабления этой роли по мере отодвигания в глубь тела, с постоянно нарастающим влиянием местно действующих агентов и гуморальных факторов.

Очень близкие к слюнным железам отношения дает с л е з н а я ж е л е з а, получающая секреторную иннервацию из бульбарного отдела парасимпатической системы со сложным ходом через nn. intermedius petrosus superf. major и zygomatico-temporalis и, наконец, n. lacrimalis с перерывом в g. sphenopalatinum и из симпатической (торако-люмбальной) системы через шейный симпатический нерв с перерывом в g. cervicale super. Аналогичные отношения мы встречаем для с л и з и с т ы х ж е л е з верхних и средних воздухоносных путей. Все они получают секреторную иннервацию от бульбарной автономной системы и, кроме того, иннервируются симпатическим нервом, но посылает ли этот нерв только сосудодвигательные волокна или еще и секреторные, не вполне ясно.

Секреторные нервы п о т о в ы х ж е л е з впервые обнаружены для задней конечности кошки Гольцем и изучены Люксингером, которым доказано присутствие подобных волокон и для передней конечности в нервах плечевого сплетения. Ленгли нашел, что потоотделительные волокна поступают в периферические нервы из симпатического ствола, а также установил область выхода потоотделительных волокон из спинного мозга и проследил порядок распределения их на периферии. Оказалось, что во всех отношениях (выход, перерывы в узлах, сегментарное распределение постганглионарных волокон) они вполне подчиняются закономерностям, открытым Ленгли для симпатических волокон, иннервирующих различные другие кожные аппараты (сосудосуживающих, пиломоторных).

Потовые железы обнаруживают на первый взгляд ту особенность, что, в отличие от всех других органов с симпатической иннервацией, не возбуждаются адреналином. Однако Диден показал, что адреналин вызывает потоотделение, если предварительно перерезаны соответственные спинальные нервы. Диден истолковал обычное отсутствие адреналинового эффекта как действие адреналина на центры тормозных волокон, проходящих по спинальным нервам к соответственным сегментам тела.

Второй особенностью потовых желез считают то, что они возбуждаются пилокарпином — ядом, обнаруживающим сродство к парасимпатическим концевым аппаратам, и что наряду с этим некоторые виды потоотделения (например, потоотделение при перегревании всего организма или при снабжении головного мозга перегретой кровью) парализуются атропином, который также принято считать ядом, парализующим окончания парасимпатических волокон. Наконец, третью особенность потовых желез составляет то, что действие потоотделительных нервов не парализуется эрготоксином — ядом, устраняющим все симпатические эффекты.

Таким образом, по своему отношению к фармакологическим агентам потоотделительные нервы отличаются от всех других симпатических волокон и подходят под характеристику волокон парасимпатических. На основании этих данных, а также исходя из теоретического представления об обязательном участии в иннервации желез как симпатической, так и парасимпатической системы, некоторые авторы, как например Готлиб и Мейер, Дрезель и другие, считают бесспорным наличие и парасимпатических потоотделительных волокон. Готлиб и Мейер по аналогии со слюнными железами хотят видеть в симпатических волокнах лишь волокна «трофические» в гейденгайновском смысле слова, т. е. заведующие выделением плотных специфических компонентов пота, а обильное отделение воды, связанное с терморегуляторными процессами, относят за счет парасимпатической системы, содержащей по преимуществу «секреторные» в гейденгайновском смысле волокна. Как ни заманчиво такое представление с теоретической точки зрения, однако едва ли его можно считать доказанным: требуется указание источника парасимпатических волокон и пути, которым они достигают кожной поверхности. Кроме того, необходимо доказать, что потоотделение при перегревании может осуществляться без участия симпатических волокон. Между тем, два известных отдела вегетативной системы, объединяемых в парасимпатическую систему, т. е. краниальный и сакральный, никакого отношения к коже (за исключением небольшого участка ано-генитальной области) не имеют.

Утверждения некоторых авторов, что n. vagus иннервирует потовые железы, представляют собой недоразумение, так как n. vagus (если употреблять это слово как термин, имеющий определенное содержание) есть X пара черепных нервов, для которой никаких кожных ветвей не известно. Но если речь идет о «расширенном понимании» n. vagus в смысле вообще волокон, возбуждаемых холином и пилокарпином, то нужно дать им какое-нибудь новое обозначение. Еще более неправильным является утверждение некоторых других авторов,что потовые железы иннервируются «парасимпатичскими волокнами, проходящими в симпатической системе» (Гебер). Вопрос мог бы быть разрешен, если бы подтвердились указания Куре и сотрудников (см. выше раздел «Общая конструкция вегетативной нервной системы»), что в составе задних корешков имеются тонкие центробежные волокна с трофическими центрами в спинном мозгу и с перерывом у клеток спинальных ганглиев — волокна, по своим биологическим и физиологическим свойствам сходные с парасимпатическими. Тогда можно было бы думать, что этот третий парасимпатический отдел наряду с сосудорасширителями посылает к коже секреторные волокна для потовых желез, наличие которых, однако, оставалось скрытым в виду помехи со стороны сопутствующих им тормозных волокон. Но эти предположения требуют специальной экспериментальной проверки и доказательств, каковых пока не имеется.

Вопрос о существовании секреторных нервов п о ч е к остается до настоящего времени открытым. Хотя и существует большое количество

фактов, свидетельствующих о влиянии нервной системы на мочеотделение как в смысле повышения его вплоть до резкой полиурии, так и в смысле понижения его до полной анурии, так, наконец, и в смысле качественного изменения состава мочи. Однако из всей суммарной картины явлений очень трудно выделить данные, которые заставляли бы с несомненностью утверждать прямое влияние автономных волокон на почечный эпителий. Деятельность почки в такой мере зависит, с одной стороны, от условий кровообращения в ней, с другой — от целого ряда экстраренальных факторов, что бо́льшая часть наблюдаемых эффектов раздражения или выключения нервов должна быть отнесена именно за счет этих факторов. Однако наличие большого количества нервных волокон, оплетающих именно канальцевый эпителий, заставляет думать и о прямом влиянии на работу эпителия. Но полное отсутствие правильных представлений о том, как эта работа происходит и что именно из сложного процесса мочеобразования обусловлено ее ролью, еще более затрудняет выяснение вопроса о прямых нервных влияниях.

Совершенно бесспорно, что в составе n. splanchnicus к почке подходят симпатические сосудосуживающие и сосудорасширяющие волокна. Не исключена возможность присоединения к ним в брюшной полости еще и волокон n. vagus, прошедших через солнечное сплетение. Ашер и высказал предположение, что именно n. vagus и является нервом, управляющим деятельностью почечного эпителия и усиливающим выведение плотных компонентов мочи.

В последнее время, почти одновременно и вполне независимо в лабораториях Ашера в Берне и Орбели в Ленинграде произведен ряд работ с наложением фистул мочеточников и денервацией одной почки. Длительные, многомесячные наблюдения за работой денервированных почек, по сравнению с контрольными почками, показывают, что отсутствие нервных связей с центральной нервной системой создает неустойчивость в работе почек и нарушение способности точно, в нужной мере и своевременно приспособляться к изменениям, возникающим в организме. Оно в особенности отражается на регуляции выведения хлоридов. Но пока еще трудно на основании имеющегося материала решить вопрос о механизме этих нарушений.

Секреторные нервы желез с внутренней секрецией

Наилучше разработан вопрос о секреторных нервах *надпочечных желез*. Если не считать данных Бидля (1897 г.) о наличии в составе n. splanchnicus (sympathicus) сосудодвигательных волокон для надпочечников, учение об иннервации этих желез начинается с наблюдения Дрейера (1899 г.), показавшего, что в период раздражения n. splanchnicus, кровь, вытекающая из надпочечниковой вены, обладает более сильной способностью повышать кровяное давление, чем в норме. Вопрос был тщательно разработан в 1910 г. в лаборатории Н. А. Миславского М. Н. Чебоксаровым, которому по праву может быть приписано твердое установление факта секреции адреналина под влиянием нервов.

Эллиот и целый ряд авторов, применяя различные химические и биологические приемы определения адреналина в крови, подтвердили данные Чебоксарова. Особенно красивую и убедительную форму опыта произвели В. В. Савич и А. В. Тонких; они нашли, что после установления перекрестного кровообращения у двух собак раздражение n. splanchnicus у одной из них сопровождается повышением кровяного давления у второй собаки. Эти же авторы показали, что усиленное выведение адреналина в вену

надпочечника наблюдается и при внутривенном введении адреналина, чем еще раз подчеркивается симпатическая природа секреторных волокон.

Усиленное поступление адреналина в кровь наблюдается также под влиянием морфия, хлороформа и эфира, причем, по Эллиоту, оно является результатом раздражения центральной нервной системы, так как после перерезки обоих n. splanchnicus эффект пропадает. Г. В. Анреп, Кеннон и Госкинс показали, что выделение адреналина в кровь наступает рефлекторно при раздражении различных афферентных нервов. Но особенный интерес представляют указания Кеннона и его сотрудников на то, что целый ряд эмоциональных состояний сопровождается быстрым и обильным поступлением в кровь адреналина, результатом чего являются общее возбуждение всех органов с симпатической иннервацией и повышение работоспособности и обороноспособности организма. Таким образом, n. sympathicus вызывает секрецию симпатомиметического гормона, который поддерживает и усиливает все симпатические эффекты.

Насколько это взаимодействие хромаффинного вещества и симпатических нервов важно, явствует из факта интимнейшей связи между хромаффинной тканью и симпатическими элементами. Мозговое вещество надпочечника и так называемые параганглии являются, как считают многие авторы, модифицированными симпатическими ганглиями и дифференцируются из общего с ним зачатка (Бальфур, 1878 г., Джакомини, 1902, 1904 и 1906 гг.). Этим объясняется некоторая особенность с точки зрения общего плана построения симпатической системы, именно — непосредственная связь преганглионарных мякотных волокон n. splanchnicus с хромаффинными клетками, которые, как думает Эллиот, сами являются модифицированными периферическими нейронами, потерявшими облик нервных клеток. Впрочем, Гаскелл указывает на работу А. И. Смирнова, в которой отмечаются структурные черты сходства двух типов клеток. Имеющиеся внутри надпочечников типичные симпатические клетки стоят на пути волокон, иннервирующих корковое вещество.

Из русских авторов точку зрения Эллиота поддерживает и развивает С. В. Аничков. На ранних ступенях зоологической лестницы, у некоторых червей, как показывают исследования Гаскелла младшего (1914 г.), хромаффинное вещество оказывается заключено в гигантские нервные клетки, входящие в состав надглоточного узла. По аксонам этих гигантских клеток хромаффинное вещество может проникать на довольно значительное расстояние на периферию. Гаскелл старший полагал (1920 г.), что эти гигантские клетки представляют собой зачаток симпатической системы — еще не мигрировавшие клетки, а присутствие хромаффинного вещества в аксонах рассматривал как основание для допущения особого химического воздействия нервных клеток на периферические аппараты. Относительно участия парасимпатической системы в иннервации надпочечников никаких данных пока нет, хотя анатомически не исключена возможность, что волокна n. vagus подходят через солнечное сплетение. Нельзя не отметить, что учение о секреции адреналина под влиянием нервов имеет и решительных противников в лице Глея и Кинко (1918 г.).

Щитовидная железа получает волокна как от блуждающего, так и от шейного симпатического нерва. Первые содержат в себе сосудорасширители, вторые — сосудосуживатели. Но, кроме того, по всей видимости, n. sympathicus посылает трофические и секреторные волокна. Винер (1909 г.) показал, что перерезка симпатического нерва сопровождается атрофией соответственной половины щитовидной железы. Кеннон и его сотрудники представили следующий ряд доказательств. Раздражение шейного симпатического нерва сопровождается токами действия железы,

чего не наблюдается при раздражении n. vagus. Сшивание центрального отрезка перерезанного n. phrenicus с периферическим отрезком n. sympathicus ведет к развитию явлений гипертиреоидизма, которые проходят после иссечения одноименной щитовидной железы. Хотя ряду авторов этого явления не удалось воспроизвести, Шеффе справедливо замечает, что один положительный опыт подобного рода ценнее многих отрицательных.

Со стороны Кушинга и его сотрудников мы имеем ряд указаний на то, что в шейном симпатическом нерве проходят секреторные волокна для задней доли мозгового придатка, но данные эти допускают и другие толкования, и вопрос пока остается открытым.

В самые последние годы (1925—1927 гг.) появился ряд работ, утверждающих, что раздражение блуждающего нерва после некоторого, довольно значительного, латентного периода ведет к развитию гипогликемического состояния, причину которого авторы усматривают в усиленной продукции инсулина. Таким образом, выдвигается вопрос о секреторных волокнах лангергансовских островков. Наряду с этим Кларк обращает внимание на то, что перерезка блуждающих нервов ведет у кроликов не к понижению, а к повышению Toleranzgrenze для сахара. Кроме того, после перерезки nn. vagi содержание сахара в крови немедленно падает. Из этого Кларк заключает, что в n. vagus проходят и секреторно-задерживающие волокна, постоянно тонизированные и ограничивающие естественную продукцию инсулина. Секреторные же волокна не тонизированы, и естественная продукция от них не зависит. Относительно секреторной иннервации других эндокринных желез никаких определенных указаний пока нет.

Сосудодвигательные (вазомоторные) нервы

Открытие специальных нервных волокон, управляющих гладкой мускулатурой сосудов, было сделано одновременно и независимо друг от друга тремя лицами — Клодом Бернаром, Броун-Секаром и Валлером, хотя обычно честь открытия приписывается первому из них. Открытие это было в значительной степени подготовлено. Как свидетельствует Стирлинг, еще в 1727 г. Пурфур дю Пти перерезал у собаки шейный симпатический нерв и наблюдал покраснение конъюнктивы соответствующего глаза. Опыт этот с тем же результатом повторили Крукшенк, Браше (1837 г.), Джон Рид (1838 г.) и др. В то же время Гилл указывает, что еще в 1733 г. Стефан Галес совершенно бесспорно доказал изменения калибра мелких артерий. Между прочим, Галес проделал следующий блестящий эксперимент. Ввязав в аорту собаки широкую трубку, он пропускал через нее воду под давлением, соответствующим нормальному аортальному давлению, и измерял скорость вытекания воды из перерезанных кишечных артерий. Оказалось, что холодная вода уменьшала, а теплая увеличивала скорость истечения. Далее, примесь к воде различных лекарственных веществ оказывала суживающее или расширяющее влияние. Таким образом, факт сократительности сосудов и существование сосудосуживающих и сосудорасширяющих агентов были установлены раньше обнаружения сократительных и нервных элементов в стенке сосудов.

За необходимость признания нервов, управляющих просветом сосудов, высказывались также Кример (1825 г.), Вебер (1831 г.) и Мейоу (1833 г.). Только в 1840 г. Генле установил наличие гладкой мускулатуры в сосудистых стенках, а Штиллинг описал тончайшие разветвления нервов в них и впервые применил термин «вазомоторные нервы». Первый опыт Клода Бернара, положивший начало нашим твердым и ясным представлениям

о сосудодвигательных нервах, как известно, заключался в перерезке шейного симпатического нерва или иссечении верхнего шейного узла; результатом является повышение кровенаполнения и температуры уха. Непосредственным продолжением явились опыты с раздражением верхнего отрезка перерезанного нерва, проделанные в 1852 г. Броун-Секаром, Клодом Бернаром и Валлером: все трое независимо друг от друга наблюдали резкое сужение сосудов и побледнение уха.

Дальнейшим шагом в учении о вазоконстрикторах явилось: 1) установление Будге, Шиффом и Валлером выхода их из торакального отдела спинного мозга; 2) разъяснение Гаскеллом (1883 г.) значения белых и серых rami communicantes и узлов симпатической системы и охарактеризование сосудистой иннервации как «ганглионированной»; 3) установление Ленгли и его сотрудниками общего плана распределения вазоконстрикторов в организме путем систематического изучения хода преганглионарных и постганглионарных волокон и изучения при помощи никотинного метода мест перерыва в ганглиях.

Сосудорасширяющие нервы впервые были предугаданы Шиффом, который заметил, что после перерезки у кролика одного шейного симпатического нерва превалирующая гиперемия уха соответственной стороны имеет место только при покое животного; при всяком же волнении контрольное ухо может дать еще более значительную гиперемию, которая быстро сглаживается с успокоением животного.

Шифф (1856 г.) истолковал это явление как показатель того, что сосуды симпатикотомированного уха не достигают максимального расширения, а остаются в состоянии некоторого умеренного сокращения, тонуса, который мог бы быть снижен под влиянием особых сосудорасширяющих волокон, проходящих в том же симпатическом нерве. И действительно, в 1858 г. Клод Бернар, наблюдая за скоростью истечения крови из вены подчелюстной слюнной железы, обнаружил, что при раздражении chorda tympani наступает резкое ускорение тока с изменением цвета крови из темно-вишневого в ярко-алый. Аналогичные явления вскоре были получены Вюльпианом при наблюдении за язычной веной и при раздражении язычного нерва.

В дальнейшем усилиями ряда авторов был разработан вопрос об иннервации сосудов различных областей и о сосудосуживающей или сосудорасширяющей роли отдельных нервных стволов. В то время как первые исследованные нервные стволы[2] оказались содержащими только один или по преимуществу один из двух антагонистических видов сосудодвигательных волокон и обнаружение основных явлений не представляло никаких затруднений, в подавляющем большинстве периферических нервных стволов обнаружилось одновременное присутствие как вазоконстрикторных, так и вазодилататорных волокон, что сильно мешало получению отчетливых и чистых эффектов и повело к большому числу противоречивых фактов и мнений.

В зависимости от условий экспериментирования различные авторы получали с одного и того же нерва в отношении одного и того же органа противоположные результаты и не соглашались друг с другом, пока, наконец, путем сопоставления всего материала и учета условий раздражения не удалось построить физиологическую и морфологическую характеристику обоих видов волокон и сделать получение каждого из эффектов вполне возможным. Именно, обнаружилось: 1) что сосудорасширители обладают более низким порогом раздражения и более длинным латентным

[2] Шейный симпатический нерв, chorda tympani и язычный нерв. (*Ред.*).

периодом, чем сосудосуживатели; 2) что сосудорасширители при длительном раздражении утомляются позже сосудосуживающих волокон; 3) что расширители могут возбуждаться и давать отчетливые эффекты при редких ритмах раздражения (например, 5 индукционных ударов в 1 сек.), тогда как сосудосуживатели на такие редкие ритмы раздражения не отвечают и требуют применения частых тетанизирующих токов; 4) что после отделения от трофических центров вазоконстрикторы перерождаются значительно раньше, чем дилататоры, и, наконец, 5) что значительная часть сосудорасширителей, именно сосудорасширители для туловища и конечностей, покидает центральную нервную систему в составе задних корешков, а не передних, как все центробежные нервы. Последний факт был установлен Штриккером еще в 1876 г., учтен Гаскеллом в 1885 г., но последующими авторами игнорировался или подвергался сомнению как противоречащий закону Белла и Мажанди. Только после подтверждения этого факта Бейлисом в 1901 г. он подвергся проверке со стороны еще целого ряда авторов и теперь является общепризнанным.

Этот факт представляет совершенно исключительный интерес. Во-первых, можно совершенно изолированно перерезать или раздражать два антагонистических вида волокон для одной и той же части тела; во-вторых, при поражениях центральной нервной системы на некоторых уровнях он делает возможными явления изолированной ирритации или паралича тех или других. Но наибольший интерес заключается в том, что, как показали произведенные Шеррингтоном на млекопитающих и Дэлом на амфибиях опыты с перерезкой задних корешков в спинномозговом канале, последующее перерождение охватывает всю совокупность волокон проксимального отрезка, а в дистальном отрезке перерожденных волокон не оказывается. Оба автора отрицают поэтому наличие в задних корешках центробежных волокон с трофическими центрами в спинном мозгу. Наряду с этим и физиологический эксперимент показывает, что сосудорасширители периферических нервов перерождаются лишь при перерезке задних корешков дистально от спинальных ганглиев, причем в первые дни после такой перерезки, до наступления дегенерации, оказываются сохраненными местные сосудистые дилататорные реакции типа аксон-рефлексов. При перерезках же задних корешков проксимальнее спинальных ганглиев вазодилататоры в периферических нервах и вышеупомянутые аксон-рефлексы остаются сохраненными на неопределенное время.

Все эти данные привели Бейлиса к необходимости идентифицировать сосудорасширители конечностей и туловища с афферентными чувствительными волокнами и приписать сосудорасширяющие эффекты антидромному проведению. В связи с этим встал целый ряд вопросов, которые и до сих пор еще не могут считаться удовлетворительно разрешенными. Точка зрения Бейлиса пользуется почти всеобщим признанием, но со стороны Ренсона получено указание, что в задних корешках могут быть центробежные волокна безмякотные, между тем в вышеописанных опытах Шеррингтона и Дэла с перерезкой и перерождением задних корешков применялись методы, пригодные только для мякотных волокон. Если бы эта точка зрения оказалась правильной, мы встали бы перед новым затруднением — существованием безмякотных преганглионарных волокон, каковых до настоящего времени не оказывалось.

Среди авторов, согласных с Бейлисом, есть, однако, такие, которые считают антидромное проведение физиологическим артефактом, не имеющим реального значения в нормальной жизни организма. Но этот взгляд отпадает, если принять во внимание, что при так называемых депрессорных рефлексах Бейлис наблюдал отчетливое расширение сосудов тех

частей тела, для которых предварительно была произведена дегенеративная перерезка всех решительно нервных связей, кроме волокон задних корешков.

Далее, Ленгли высказал предположение, что антидромно действующие сосудорасширители задних корешков по механизму своего действия не являются аналогичными истинным сосудорасширителям симпатической и парасимпатической систем. В то время как последние должны быть, по его мнению, непосредственно связаны с гладкой мускулатурой сосудистой стенки и вызывать в ней первичные явления торможения, антидромно действующие волокна к самой сосудистой мускулатуре отношения не имеют, а должны действовать на нее вторично, путем влияния на окружающие ткани и накопления в них метаболитов. Хотя для признания подобного механизма есть очень много оснований, но нужно считать очень мало обоснованным само противопоставление различных групп вазодилататоров по механизму их действия, так как у нас нет достаточно надежных приемов для расчленения «первичных» и «вторичных» вазодилататорных эффектов и вполне возможно, что оба механизма нередко действуют рука об руку при раздражении как тех, так и других групп волокон. В противовес точке зрения Ленгли, у некоторых авторов чувствуется тенденция и те сосудорасширители, которые обнаружены в составе симпатической системы, отнести к группе заднекорешковых волокон, проводящих центростремительно чувствительные импульсы, а центробежно — вазодилататорные. Все эти вопросы являются предметом оживленного обсуждения и разработки.

Для полноты знакомства с вазодилататорами необходимо также отметить, что все нервные стволы, содержащие вазодилататоры, обладают рядом сопутствующих влияний: 1) усиливают лимфообразование, либо благодаря секреторному влиянию, как думал Гейденгайн, либо в силу изменения проницаемости сосудистых стенок, как думают современные авторы (Старлинг, Крог, Ашер); 2) на фоне паралича двигательных нервов вызывают медленные тонические сокращения в поперечнополосатых мышцах (Вюльпиан, Гейденгайн), так называемые псевдомоторные, или тономоторные эффекты (подробнее см. в разделе «Вегетативные волокна поперечнополосатых мышц»).

Что касается участия различных частей сосудистого русла в вазомоторных эффектах, то в течение долгого времени активные изменения просвета считались исключительным свойством артериального отдела, главным образом средних и мелких артерий и предкапиллярных артериол; капиллярный и венозный отделы должны были лишь пассивно следовать за кровенаполнением со стороны артерий или за внешними препятствиями со стороны проксимальных вен. В настоящее время, однако, бесспорно доказаны активные сокращения как вен, так и капилляров: первые — за счет деятельности гладкой мышечной ткани венозных стенок, вторые — за счет своеобразных сократительных клеток, так называемых клеток Руже. Это — многоотростчатые клетки, расположенные на наружной поверхности эндотелиальных клеток, анастомозирующие друг с другом посредством отростков и создающие таким образом сократительную сеть вокруг эндотелиальных трубок. Их расположение, вид и сократительные свойства были описаны Руже еще в 1873 г., но они совершенно игнорировались до 1922 г., когда их заново изучил и описал Вимтруп в лаборатории Крога. Физиологически активная сократительность капилляров доказана Дэлом и Ричардсом (1918 г.). Опять-таки это открытие не явилось абсолютно новым, так как в 1903 г. бесспорные доказательства были представлены Штейнахом и Каном, но они остались незамеченными.

Выше уже указывалось, что характерной особенностью сократительных элементов сосудистых стенок является значительная степень независимости их от нервных влияний. Хотя в норме сосудосуживающий аппарат является центрально тонизированным и поддерживает в сосудистых стенках известную степень постоянного сужения (тонуса), так что перерезка нервов ведет к значительному расширению сосудистого русла, однако уже через несколько дней или недель сосудистый тонус восстанавливается и даже может превзойти исходную величину. Этот тонус может быть вполне отчетливо выражен даже после полной денервации сосудов. Очевидно, он представляет собой реакцию сократительных элементов на всю совокупность механических, физических и химических факторов, действующих непосредственно на сосудистую стенку. Вместе с тем он является основным фоном, на котором разыгрывается влияние возбуждающих (суживающих) и тормозных (расширяющих) нервов.

Двигательные и тормозные волокна для гладкой мускулатуры внутренних органов

Сюда относятся все гладкомышечные образования пищеварительного канала, дыхательного аппарата, половых и мочевыводящих путей. Почти все они имеют двойную автономную (вегетативную) иннервацию, — симпатическую и парасимпатическую. Последняя обеспечивается либо из бульбарной части краниального отдела (n. vagus), либо из сакрального отдела (n. erigens, s. pelvicus).

Характерной чертой всех этих гладкомышечных образований является значительная степень независимости от нервной системы, более или менее резко выраженный автоматизм, выражающийся либо только в форме тонуса, либо в форме ритмических сокращений, слагающихся иногда в довольно сложную, координированную работу отдельных участков, как например перистальтика кишечного тракта и мочеточников, сложная двигательная работа желудка (peristole) и т. д. Относительно этого автоматизма идет многолетний и трудно разрешимый спор: присущ ли он самим элементам гладкой мускулатуры или же нервным клеткам и волокнам, всегда имеющимся в толще этих органов. Борьба миогенистов и нейрогенистов, хорошо всем знакомая в случае сердца, полностью повторяется здесь. Одно бесспорно, что громадная масса этих нервных клеток (если не все) представляет собой лишь конечные нейроны парасимпатической системы, мигрировавшие далеко на периферию. Можно считать, что мнение Гаскелла о мышечном происхождении автоматизма гораздо проще и удовлетворительно объясняет всю картину отношений и дает больше толчков к развитию наших представлений. Но каково бы ни было происхождение этого автоматизма, он находится в норме под контролем и регулирующим влиянием центральной нервной системы через две антагонистические группы волокон: повышающие тонус и сокращения (возбуждающие) и понижающие их (тормозные). Наиболее простым и хорошо изученным является так называемый m. retractor penis собаки, тонкий и длинный гладкомышечный тяж, прикрепляющийся одним концом к головке пениса, а другим, расщепленным концом вплетающийся в sphincter ani externum. Находясь в постоянном тоническом сокращении, ретрактор удерживает пенис внутри препуциальной сумки: во время эрекции наряду с расширением сосудов и переполнением кровью кавернозных тел имеют место торможение тонуса ретрактора и выпадение напряженного члена из ложа.

Как показали исследования Сертоли и Брюкке, тонус является хорошо выраженным и после перерезки всех центробежных нервов на обеих сторонах и даже после полной изоляции — он является периферическим, обнаруживая известные колебания в зависимости от натяжения, температуры и других факторов. Раздражение симпатических волокон, подходящих к ретрактору в составе n. pudicus, значительно повышает тонус, раздражение n. pelvicus (erigens), принадлежащего к сакральной автономной системе, тормозит тонус, подобно тому как это имеет место при эрекции (Ленгли и Андерсон). Это тормозное влияние сакральных автономных волокон и возбуждающее — симпатических хорошо может быть изучено при наблюдении токов действия. Именно, при наличии достаточного тонуса, при напряжении мышцы, обусловленном низкой температурой, в мышце обнаруживаются правильно, ритмически пробегающие двухфазные волны токов действия. При раздражении симпатических волокон ритм токов действия учащается, при раздражении сакральных — замедляется и в конце концов может сойти на нет — картина, вполне аналогичная той, которую мы видим на сердце (Брюкке и Оинума, 1910 г.).

В полых мышечных трубках с двуслойным или многослойным расположением мышечных пластов наряду с тонусом и ритмическими сокращениями мы встречаем уже известное осложнение в смысле координации работы мышечных слоев. Наиболее типичным и простым является перистальтическое движение двуслойных трубок, в чистой форме наблюдающееся в мочеточниках и в кишечной трубке. Оно с исключительной правильностью осуществляется на денервированных и даже изолированных органах, однако под влиянием центробежных нервов могут наблюдаться существенные изменения ритма и силы сокращений. В случае мочеточника иннервация, по-видимому, всецело симпатическая, с содержанием в ветвях n. sympathicus (через n. hypogastricus и g. mesentericum infer.) обоих антагонистических видов волокон. В случае же кишечника возбуждающие (усиливающие и учащающие перистальтику) волокна принадлежат блуждающему нерву, тормозные — симпатической системе (nn. splanchnici).

В соответствии с этим стоит действие на мускулатуру кишечника гормонов: холин и его производные усиливают, а адреналин тормозит сокращения изолированного отрезка кишечной трубки (Магнус). Последняя реакция настолько типична, что применяется как один из самых верных приемов определения адреналина в крови. Необходимо, однако, отметить, что присутствие в крови различных сопутствующих агентов может сделать реакцию на адреналин более или менее резкой (Орнатский). По мнению некоторых авторов (Дрезель), в случае кишечной перистальтики автоматизм не является истинным, т. е. основанным на возникновении стимулирующих агентов внутри самих тканевых элементов, как в случае сердца, а основан на действии извне приносимого холина, действующего на концевые приборы парасимпатической системы. Особую форму координированной деятельности кишечной мускулатуры представляет собой реакция на механическое раздражение, описанная Бейлисом и Старлингом как «закон кишки»: при прикосновении к стенке кишки острием, например иголкой, орально от места раздражения наступает кольцо сокращения, а аборальная часть кишки впадает в состояние расслабления — это ведет к повороту острых инородных предметов в продольное по отношению к кишке положение и к продвижению их в аборальном направлении. Реакция эта опять-таки имеет чисто периферическое происхождение, но относительно механизма ее возникновения определенных данных нет.

Еще более сложные отношения мы встречаем в полостных органах с дифференцированием мускулатуры не только на отдельные слои, но и на пучки или отделы специального значения, как например в желудке с его двумя различно построенными мышечными отделами (фундальным и пилорическим) и тремя сфинктерами (кардиальным, преантральным и пилорическим). В 1886 г. Гофмейстер и Шютц описали под названием «peristole» сложный координированный акт, выполняемый иссеченным из организма и помещенным во влажную камеру желудком собаки: движение начинается в области кардиального сфинктера кольцевым сокращением, которое пробегает в виде перистальтической волны по всей фундальной части желудка вплоть до границы пилорической части, где заканчивается образованием преантральной кольцовой перетяжки («песочные часы»); вслед за этим наступает быстрое общее сокращение мускулатуры пилорического отдела наподобие систолы. Весь комплекс явлений правильно, ритмически повторяется в течение многих часов. Ауер в 1908 г. наблюдал совершенно такую же картину in situ и показал, что никакой существенной разницы не возникает, независимо от того, присутствует или отсутствует вся центробежная иннервация (nn. vagi и nn. splanchnici). Расстройства, и то количественного характера, наступают лишь в тех случаях, когда перерезается один из двух нервных путей (или nn. vagi или nn. splachnici).

Весь этот ряд фактов имеет очень большое значение для понимания механизма действия и роли вегетативной иннервации. Несомненно, что очень сложные координированые акты осуществляются за счет периферического аппарата без обязательного участия центральной нервной системы и идущих от нее центробежных вегетативных волокон. Представляют ли эти движения чисто миогенные акты или они обязаны своим осуществлением непременному участию внутристеночных нервных аппаратов (enteric system Ленгли, интрамуральная система Мюллера), бесспорно лишь то, что деятельный под влиянием местных условий аппарат получает со стороны вегетативной нервной системы влияния установочного или адаптационного характера, придающие аппарату бóльшую или меньшую чувствительность, реактивность, работоспособность и быстроту действия. Это представление позволяет считать роль вегетативной иннервации гладкой мускулатуры внутренних органов аналогичной роли центробежной вегетативной иннервации сердца. Оно не исключает и возможности осуществления под влиянием центральной нервной системы, хотя бы, например, рефлекторно, еще и других типов деятельности: достаточно допустить только неодинаковое влияние на различные отделы мускульного аппарата, раздельное повышение или понижение функциональных свойств этих отдельных частей, чтобы понять возникновение различных специальных форм движений, регулирующих в норме переход пищевой массы, а в патологических случаях принимающих, например, форму спазмов сфинктеров при атонии стенки и т. п.

Центробежные нервы сердца

Первые правильные указания на значение центробежных нервов сердца получены были в 1838 г. от Фолькмана. Описание произведенного им опыта и полученных результатов содержит в себе все наиболее существенное из того, что нам известно в настоящее время. Однако современники не придали значения этим исключительно важным данным, считая их противоречивыми и недостаточно определенными.

Фолькман раздражал у лягушки с разрушенной центральной нервной системой периферический конец перерезанного блуждающего нерва и наблюдал замедление ритма и даже выпадение ряда систсл в период раздражения и некоторое ускорение ритма в последействии; кроме того, систолы во время замедления были ослаблены, а в последействии усилены по сравнению с исходными. Таким образом, Фолькману мы обязаны совершенно точным и отчетливым установлением наличия в n. vagus лягушки, являющемся, по нашим теперешним представлениям, смешанным n. vago-sympathicus, волокон, замедляющих, ускоряющих, ослабляющих и усиливающих. Это-то наличие антагонистических эффектов и послужило препятствием для признания открытия совершенно исключительной важности. Да и сам Фолькман, конечно, не мог разобраться в правильно подмеченных, но слишком сложных отношениях.

В 1845 г. братья Эрнст-Теодор и Эдуард Веберы установили факт замедления биений сердца лягушки при раздражении блуждающего нерва. Благодаря более счастливому выбору места раздражения выше присоединения симпатических волокон к бульбарным и более совершенной технике раздражения Веберы получили в чистой форме только одно из антагонистических влияний и правильно истолковали его как явление торможения автоматически протекающей сердечной деятельности. Это открытие братьев Вебер составило эпоху в развитии наших физиологических представлений вообще, так как впервые было введено не только понятие о тормозных волокнах для сердца, но и понятие о самом торможении, являющемся, по нашим теперешним представлениям, таким же основным физиологическим процессом, как и возбуждение. Открытие братьев Вебер, конечно, не могло не встретить оппозиции со стороны современников, привыкших считать n. vagus «двигательным» нервом сердца. В 1866 г. одновременно Бецольдом и братьями Цион были открыты ускоряющие нервы сердца в ветвях, идущих к сердцу от спинного мозга через g. stellatum, ansa Vieussenii и g. cervicale infer.

В 1881 г. Гаскеллом было отмечено, что n. vagus и n. sympathicus влияют не только на ритм, но и на силу сокращений сердца: первый ослабляющим, второй усиливающим образом. Далее Гаскелл показал, что у лягушки ускоряющие и усиливающие волокна, выйдя из спинного мозга в составе 2-го и 3-го спинальных нервов, поступают через их rami communicantes в пограничный ствол и, пройдя через g. stellatum и ansa Vieussenii поднимаются до foramen jugulare, чтобы тут присоединиться к блуждающему нерву и в его составе спуститься к сердцу. Таким образом, n. vagus только в интракраниальной части является чистым бульбарным нервом, а потому раздражение его на этом участке дает чисто тормозные эффекты; весь же периферический отдел от самого места выхода из полости черепа представляет собой смешанный n. vago-sympathicus, и раздражение его оказывает двоякое — сначала тормозное, потом возбуждающее — влияние на сердце. Этими работами были подтверждены и разъяснены первоначальные данные Фолькмана.

В 1886 г. одновременно и независимо друг от друга И. П. Павлов и Гаскелл показали анатомическую раздельность ритмических и динамических волокон, Павлов — для собаки, Гаскелл — для черепахи. Раздражая раздельно веточки сердечного сплетения, Павлов выделил ветви, которые оказывали влияние либо только на ритм, либо только на силу сокращений. Так как на этом уровне волокна симпатического и бульбарного происхождения смешаны друг с другом, Павлов исключал влияние бульбарных (тормозных) волокон атропином и работал с одним только симпатическим компонентом. Одну из ветвей, с наибольшим постоянством

дававшую чистое усиление сердечной деятельности, без малейшего изменения ритма, Павлов назвал «усиливающим» нервом сердца.

Чрезвычайно важны дальнейшие наблюдения Павлова, позволившие ему дать характеристику этого усиливающего нерва. Раздражая чисто ускоряющие веточки, Павлов обнаружил во многих случаях неспособность желудочка следовать за резко учащенным ритмом предсердий; наступала частичная диссоциация ритмов или, вернее, установление ритма 1 V : 2 A. Присоединение в это время раздражения усиливающего нерва вело не только к увеличению объема систол желудочка, но и к выравниванию ритмов, к восстановлению нормального соотношения их — 1 V : 1 A. В случаях резкого ослабления сердечной деятельности, выражавшегося остановкой желудочка при наличии сокращений предсердия, раздражение усиливающего нерва вело к возобновлению работы желудочков. Анализ миограмм желудочковых сокращений показал наряду с повышением высот сокращения укорочение периода систолы.

Все эти данные привели Павлова к утверждению, что усиливающий нерв сердца есть нерв, «повышающий все жизненные свойства сердечной мышцы», т. е. ее возбудимость, сократительность, проводимость и тоничность.

Одновременно и совершенно независимо от Павлова Гаскелл раздражал у черепахи нерв, перекидывающийся от синуса к атриовентрикулярной борозде и являющийся продолжением сердечной ветви n. vago-sympathicus. При раздражении этого нерва (получившего от Гаскелла название «коронарный», или «венечный») наступали изменения силы сокращений желудочка и, особенно, предсердий без всякого изменения ритма. Отжимая бóльшую часть мускулатуры предсердий, Гаскелл оставлял только узенький соединительный мышечный мостик между синусом и желудочком. Нагреванием синуса или охлаждением мышечного мостика Гаскелл вызывал частичную диссоциацию ритмов (1 V : 2 A или даже 1 V : 4 A). В этих случаях раздражение коронарного нерва вело к восстановлению нормального соотношения ритмов: желудочек начинал воспроизводить частый ритм синусов. Гаскелл также объяснил эти факты как проявление того, что волокна коронарного нерва изменяют функциональные свойства мускулатуры предсердий и желудочков. Впоследствии Гофман наблюдал аналогичные явления, раздражая перегородочный нерв сердца лягушки.

Взгляд Павлова и Гаскелла на центробежные нервы как на регуляторы основных функциональных свойств сердечной мышцы получил особенное развитие в работах Энгельмана, который прямыми опытами подтвердил изменение возбудимости, сократительности, проводимости и тонуса сердца наряду с изменениями ритма при рефлекторных воздействиях на сердце со стороны разных чувствительных нервов. Так как различные эффекты комбинировались в отдельных случаях самым различным образом, Энгельман предположил существование десяти самостоятельных типов волокон: n. vagus должен, по его мнению, содержать пять сортов отрицательно влияющих, а n. sympathicus — пять сортов положительно влияющих волокон. Этим пяти различным парам эффектов, так же как осуществляющим их волокнам, Энгельман присвоил названия: хронотропные (влияние на ритм), инотропные (влияние на силу сокращений), батмотропные (на возбудимость, измеряемую порогом возбуждения), дромотропные (на скорость распространения возбуждения по сердцу) и тонотропные (на тоничность сердечной мышцы).

Существование столь разнообразных первичных влияний нервной системы на сердце оспаривалось Герингом младшим (H. E. Hering), ко-

торый полагал, что такие эффекты, как влияние на возбудимость и проводимость, являются вторичным результатом влияния на силу сокращений: сильному сокращению соответствует более длительная рефракторная фаза, и наоборот, а от продолжительности рефракторной фазы будет зависеть и возбудимость ткани в различные промежутки после сокращения. Конечно, наличие вторичных изменений, на которые указывает Геринг младший, не подлежит сомнению; вполне возможно, что многое из данных Энгельмана может быть истолковано с точки зрения Геринга.

Однако в последнее время А. В. Тонких в лаборатории Л. А. Орбели показала в совершенно безукоризненно поставленном опыте наличие положительных первичных влияний симпатического нерва на возбудимость, проводимость и силу сокращений лягушечьего сердца, пользуясь раздражением чистых симпатических волокон и подготовляя сердце в целях наблюдения за каждым отдельным эффектом путем разных отравлений. Пять пар разнообразных первичных влияний являются, таким образом, бесспорными, но наличие соответствующих им пяти пар самостоятельных сортов волокон сомнительно. Поэтому вполне мыслимо, что существует всего только два сорта антагонистических волокон — повышающие и понижающие функциональные свойства разных частей сердечного аппарата. Но, принимая во внимание сложный состав сердечной мышцы и неодинаковую функциональную роль отдельных участков, можно понять, что при различных условиях опыта и при раздражении разных нервных веточек могут с особой отчетливостью выступить то те, то другие эффекты. Так, влияние на синус холоднокровного сердца или на узел Кейт—Флака скажется первичным хронотропным эффектом, влияние на гисовский пучок — преимущественно дромотропным эффектом (изменение промежутка A—V), влияние на узел Тавара может дать гетеротропный ритм в форме экстрасистолии, полного разлада ритмов или обратного порядка сокращений (Ротбергер и Винтерберг), наконец, влияние на мускулатуру предсердий и желудочков скажется изменениями силы сердечных сокращений и тонуса сердца (инотропными и тонотропными эффектами). Этот взгляд, высказанный Гаскеллом, Тигерштедтом и другими, не противоречит анатомической раздельности ритмических и динамических ветвей, установленной Павловым, Гаскеллом и другими: ритмические волокна явились бы волокнами, иннервирующими область синусного узла, динамические же — волокнами для подчиненных синусному ритму отделов.

Что касается более интимной стороны влияния центробежных нервов сердца, то, несмотря на полную аналогию в добытых фактических данных, несмотря на известную близость теоретических воззрений Гаскелла и Павлова, приходится отметить и некоторое различие их первоначальных взглядов. Оба автора видели в центробежных нервах сердца аппараты, которые лучше всего могут быть характеризованы как «трофические» нервы. И действительно, этим термином и пользуется И. П. Павлов в 1920 г., предсказывая несомненное нахождение в будущем особого типа нервных волокон, «тончайшим образом определяющих в интересах организма окончательный размер утилизации питательных материалов», и указывая на сердечные нервы как на типический пример подобных нервов.

В том же 1920 г. Гаскелл, характеризуя отношение симпатических и парасимпатических волокон к гладкой и сердечной мускулатуре, говорит, что влияние их по преимуществу трофическое. Разница их взглядов заключалась в том, что Павлов принимал симпатические усиливающие нервы за нервы, повышающие функциональные свойства путем повышения питания мышцы, а Гаскелл считал их катаболическими, т. е. повы-

шающими распад запасных материалов в связи с повышением функции. Гаскелл исходил из развивавшейся в то время Эвальдом Герингом (1884 г.) теории, согласно которой возбуждение и торможение являются внешним проявлением превалирования одного из двух антагонистических процессов, непрерывно и параллельно протекающих в живых тканях, — диссимиляции и ассимиляции вещества. Соответственно этому анаболическую функцию, т. е. функцию ассимиляции, Гаскелл приписывал волокнам блуждающих нервов, вызывающих торможение сердечной деятельности. Свой взгляд Гаскелл (1887 г.) подтвердил опытом, в котором наблюдал за электрической реакцией остановленного мускарином сердца в ответ на раздражение блуждающего нерва: реакция выразилась в развитии электроположительности, т. е. явлении, противоположном тому, которое характеризует деятельное состояние возбудимых тканей (электроотрицательность). Факт этот имеет громадное значение. Конечно, он не доказывает анаболической роли n. vagus, как электроотрицательность не доказывает катаболической роли возбуждающих нервов, но важно то, что Гаскелл этим опытом впервые обнаружил наступление в покойной мышце под влиянием тормозящего нерва каких-то процессов, противоположных картине возбуждения.

Ближайшие по времени работы не подтвердили данных Гаскелла, и последние были истолкованы как результат «технической ошибки». Лица, проверявшие Гаскелла и «разъяснившие» его результаты, затормозили наши знания в этой области на четверть века, так как только в 1913 г. А. Ф. Самойлову удалось с соблюдением всех предосторожностей и наилучших технических приемов подтвердить данные Гаскелла и доказать их несомненную правильность.

В связи с развившимся учением о роли различных катионов в деятельности сердца Гоуел и Дюк (1908 г.) обратили внимание на сходство влияния n. vagus и K˙, с одной стороны, и n. sympathicus и Ca˙˙, с другой, и высказали предположение, что антагонистические сердечные нервы влияют путем отщепления от комплексных соединений ионов кальция и калия. Точку зрения Гоуела и Дюка проверял в последнее время Тен-Кате (1924 г.), который показал, что отсутствие того или другого из этих катионов препятствует получению эффектов от n. vagus или n. sympathicus.

Исходя из полного тождества эффектов симпатической нервной системы и адреналина и из указанной выше связи между хромаффинной системой и симпатическими элементами, Эллиот развил учение о механизме действия симпатических нервов вообще и в случае сердца в частности путем образования в тканях адреналина или адреналиноподобного вещества. Это учение, по-видимому, не встретило большого сочувствия и не получило обоснования со стороны самого автора.

Несколько иную форму учение о «гуморальной передаче нервных влияний на сердце» получило со стороны О. Леви (1921—1928 гг.), показавшего, что при раздражении смешанного n. vago-sympathicus у лягушки в сердце освобождаются вещества, способные изменить ритм и силу сокращений сердца другой лягушки при их прибавлении к перфузионной жидкости, причем характер изменения соответствует тому эффекту, который был вызван в первом сердце раздражением нерва: если преобладал эффект тормозных нервов, то перфузионная жидкость первого сердца вызывала во втором сердце замедление, если превалировал эффект возбуждающий, то перфузионная жидкость вызывала и во втором сердце ускорение деятельности. Впоследствии Леви добился более чистых результатов, пользуясь слабыми токами для получения тормозных эффектов и

атропинизацией для получения чистых симпатических эффектов. Леви назвал вещества, образующиеся в сердце под влиянием нервов, «вагусным и симпатическим веществом» (Vagusstoff и Sympathicusstoff). Данные Леви подтверждены Бринкманом и фан Даммом, а в отношении симпатического нерва — еще и Ланцем (1927 г.) под руководством Тен-Кате и М. Б. Тетяевой в лаборатории Орбели. Последние два автора пользовались раздражением чисто симпатического пучка волокон до присоединения его к блуждающему нерву.

Платнер в лаборатории Брюкке распространил учение Леви и на млекопитающих и доказал, что Vagusstoff быстро лишается своего действия в крови млекопитающих, чем объяснялись неудачи ряда авторов. Химическая натура Vagusstoff и Sympathicusstoff пока еще не установлена. Однако Ланц указывает черты сходства Sympaticusstoff с адреналином, а Платнер — черты сходства Vagusstoff с ацетилхолином. Симпатическое вещество Леви не следует смешивать с «Sinushormon» или «Herzhormon» Габерланда. Herzhormon представляет собой вещество, экстрагируемое из мышечного вещества лягушечьего синуса и из атипической мышечной ткани теплокровных сердец. Этому веществу Габерланд приписывает роль специфического гормона, обусловливающего автоматическую работу сердца. Хотя оба вещества способны при известных условиях восстановить работу вполне остановленного сердца, действие Sympathicusstoff парализуется эрготоксином (так же как действие адреналина и симпатических нервов), тогда как возбуждающее влияние Herzhormon эрготоксином не исключается (Габерланд). Но зато есть основания думать, что Herzhormon идентичен с «автоматином» Цвардемакера (1928 г.) — веществом, получающимся при действии α- и β-лучей на «автоматиноген» и способным восстанавливать работу сердца, остановленного отнятием калийных солей. Чрезвычайно существенно, что автоматиноген может содержаться в экстрактах различных мышц, даже и скелетных (Цвардемакер).

Данные Габерланда и Цвардемакера делают еще более вероятным миогенное происхождение сердечного автоматизма, так блестяще охарактеризованное Гаскеллом. Что касается роли внутрисердечных нервных узлов, то есть все основания рассматривать их исключительно как скопление периферических нейронов тормозных волокон блуждающих нервов. За это говорит классический опыт Ленгли и Диккенсона с локальным отравлением сердца или g. stellatum у лягушки никотином. В первом случае выключается только тормозной аппарат, во втором — только возбуждающий, иначе говоря, перерыв преганглионарных путей n. vagus происходит у внутрисердечных узлов, а преганглионарных симпатических — у клеток симпатической цепи. Эта схема подтверждена в 1910 г. Д. В. Полумордвиновым. За такое толкование говорят и гистологические данные В. В. Николаева (1893 г.) и Б. И. Лаврентьева (1927 г.), согласно которым волокна n. vagus вступают в связь с внутрисердечными ганглионарными клетками.

Для понимания центробежной иннервации сердца существенным является вопрос о форме антагонизма симпатических и парасимпатических волокон. Если судить по внешнему выражению, антагонизм является полным: все те стороны влияния, которые обнаруживаются со стороны симпатического нерва с положительным знаком, со стороны n. vagus получаются со знаком отрицательным. В пользу не только полного, но и истинного антагонизма говорят и данные Леви.

Однако есть ряд явлений, которые говорят как бы в пользу не вполне тождественного механизма влияния двух систем волокон. Прежде всего

следует отметить быстроту наступления и кратковременность тормозных влияний, почти вполне совпадающих с периодом раздражения нерва, и наряду с этим медленное развитие симпатических эффектов и очень длительное их последействие. В результате одновременного раздражения обеих систем мы получаем сначала тормозные, а потом возбуждающие эффекты, а не взаимное их исключение, как можно было бы ожидать при полном истинном антагонизме.

Далее весьма существенны указания, полученные в самое последнее время от Е. Н. Сперанской-Степановой (1927 г.) и Е. А. Скрябиной (1928 г., лаборатория А. А. Ухтомского), что раздражение симпатического нерва и адреналин не затрудняют, а облегчают наступление тормозных эффектов со стороны n. vagus. Дальнейшие исследования покажут, имеем ли мы здесь дело с явлениями, напоминающими явления последовательной индукции, или же с повышением возбудимости периферического тормозного и нервно-мышечного прибора со стороны симпатического нерва подобно тому, как это доказано работами Орбели и его сотрудников для периферического нервно-мышечного (двигательного) аппарата скелетных мышц (см. ниже).

Вегетативные волокна поперечнополосатых мышц

Наличие в некоторых поперечнополосатых мышцах безмякотных нервных волокон было впервые показано С. И. Чирьевым (1879 г.) и Бреммером (1882 г.). Данные эти были подтверждены Перрончито в 1902 г., но систематическое и правильное исследование этого вопроса началось с 1910 г., когда Букке установил наличие в поперечнополосатых мышцах добавочных гиполеммальных окончаний, расположенных вблизи двигательных пластинок и связанных с безмякотными или с тонкими мякотными волокнами. Опыты с перерождением привели Букке и Агдура к заключению, что волокна эти принадлежат вегетативной и, в большинстве случаев, симпатической системе. Букке и Дюссер де Барен показали, что одно и то же мышечное волокно может содержать оба типа нервных окончаний.

Анатомическая сторона получила несколько иное освещение со стороны Н. К. Кульчицкого, который на основании изучения мышц пифона утверждал, что толстые (соматические) и тонкие (симпатические) нервные волокна образуют характерные для каждого из них концевые приборы в различных мышечных волокнах одной и той же мышцы (толстых и светлых или тонких и зернистых) и что, следовательно, не может быть речи о «двойной» иннервации мышечных волокон, а только о различной иннервации различных типов мышечных волокон. Эту точку зрения поддержали Гентер и Латам (1924 г.). Однако Дарт (1924 г.), Гарвен (1925 г.) и Гайнс (1926 г.) показали, что утверждение Кульчицкого неправильно и что все мышечные волокна, независимо от калибра и структуры, иннервируются соматическими волокнами и наряду с ними могут иметь добавочную иннервацию со стороны тонких мякотных или безмякотных волокон.

Физиологическая трактовка вопроса о вегетативной иннервации скелетных мышц начинается с 1904 г., когда Моссо, основываясь на анатомической находке Чирьева, Бреммера и Перрончито, высказал предположение, что симпатическая иннервация должна обусловливать тонус скелетных мышц, а обычная двигательная иннервация (соматическая) — быстрые сокращения и слагающиеся из них тетанусы. Согласно развивавшейся в то время теории Боттаци, тонус должен являться функцией

саркоплазмы, а быстрые сокращения — функцией фибриллярного аппарата.

Работы Букке послужили толчком и для физиологических исследований. Первая экспериментальная работа де Бура всецело была продиктована взглядами Моссо. Перерезав у лягушки rami communicantes n. sympathicus, идущие к нервам задней конечности, де Бур получил понижение тонуса соответственной конечности и сделал вывод, что «тонус скелетных мышц осуществляется за счет симпатической иннервации». В теоретическом обосновании он целиком принял точку зрения Моссо, что n. sympathicus иннервирует саркоплазму, а соматические волокна — фибриллярный аппарат.

Многие авторы проверяли де Бура, но получили противоречивые результаты. Опыты производились на холоднокровных и теплокровных животных. Иссекая на одной стороне n. sympathicus или перерезая его rami communicantes к той или иной конечности, авторы создавали те или иные условия для наблюдения за тонусом, причем под понятие «тонус» подводили совершенно различные по проявлениям и механизму возникновения случаи длительного укорочения мышц: естественный тонус мышц, децеребрационную ригидность, тонические рефлексы конечностей при охлаждении, патологические спастические явления, судороги от тетанотоксина и т. д. По признанию большинства исследователей, если и бывает некоторое расхождение в степени тонуса, то только количественное; известная и иногда довольно значительная степень тонуса всегда остается сохраненной после полной симпатэктомии (Дюссер де Барен, 1916 г.; Негрин-и-Лопец и Брюкке, 1917 г.; Лилиестранд и Магнус, 1919 г.), тогда как сохранение связи за счет одной только симпатической системы при перерезке моторных нервов совершенно исключает всякий тонус (Янсма, 1919 г.; Коман, 1926 г.). Ясно, что эти результаты совершенно не согласуются с гипотезой де Бура. Согласно последней, тонус осуществляется всецело за счет симпатической иннервации, исключение которой должно было бы дать полное выпадение тонуса. Наряду с этим попытки вызвать тонические сокращения мышц путем раздражения симпатических волокон ни к чему не приводили (Куно, 1915 г.). В результате получилось отрицание всякого участия симпатического нерва в осуществлении тонуса, что, конечно, тоже неверно, так как у большинства наблюдателей имеются указания на более или менее значительное и хотя бы непродолжительное ослабление тонуса на симпатикотомированной стороне.

Некоторое изменение в учении о роли симпатического нерва в поддержании тонуса внес Лангелаан (1922 г.), высказавший предположение, что n. sympathicus, влияя на водный обмен в мышце, изменяет ее эластические свойства и, таким образом, определяет только одну из двух разграниченных Шеррингтоном форм тонуса, именно тонус «пластический», выражающийся тенденцией мышцы сохранять любую приданную ей длину и форму. Эта мысль об отношении симпатического нерва специально к пластическому тонусу легла в основу исследований и взглядов Гентера (1925 г.), который, однако, направил ее по ложному пути. Именно, в отличие от Лангелаана, считавшего пластический тонус проявлением известного физического состояния мышцы, связанного с взаимоотношениями воды и коллоидов, Гентер представлял себе в каждой мышце две раздельные группы функционально различных мышечных волокон, из которых одни обусловливают сокращения мышцы и так называемый контрактильный тонус, выражающийся сопротивлением пассивному растяжению, а другие, более тонкие, обеспечивают сохранение

мышцей любой приданной длины, т. е. пластический тонус. В согласии со взглядами Кульчицкого Гентер полагал, что первый род волокон иннервируется соматическими, а второй — симпатическими волокнами. Иначе говоря, он еще более углубил то разграничение анатомических аппаратов, обусловливающих отдельные формы мышечной деятельности, которое сделало несостоятельной гипотезу де Бура. Свою точку зрения Гентер, совместно с Ройлом, подтвердил опытами на козах и операциями на людях со спастическими явлениями. В результате рамисекции, т. е. перерезки rami communicantes к той или иной конечности, Гентер наблюдал у коз потерю пластического тонуса, а у пациентов ослабление спастических явлений.

Наблюдения Гентера безусловно содержат в себе значительную долю истины, но толкование, данное им, не может считаться приемлемым. Как и в случае де Бура, гипотеза Гентера требует полного исключения пластического тонуса с перерезкой симпатических волокон, чего ни один из наблюдателей, работавших в этой области, не получил. Л. А. Орбели и К. И. Кунстман имели возможность наблюдать в течение многих месяцев (до двух лет) собак, перенесших одностороннюю абдоминальную симпатэктомию, и убедились в том, что и пластический, и контрактильный тонус безусловно остается сохраненным, обнаруживая, однако, существенные отклонения от тонуса контрольной стороны, притом, — что очень важно, — состояние тонуса обеих конечностей является измененным по сравнению с нормой, и лишь редко удается наблюдать полное тождество в состоянии тонуса. Большей частью имеет место асимметрия обоих видов тонуса с переменным преобладанием его то в одной, то в другой конечности.

Явления эти никоим образом не могут быть объяснены с точки зрения де Бура и Гентера, но вполне удовлетворительно объясняются с точки зрения Орбели, согласно которой симпатическая нервная система оказывает регулирующее влияние на все функциональные свойства как мышцы, так и заключенных в ней рецепторов и управляющих ею центральных образований (о чем см. ниже). А тонус есть результат очень сложных взаимоотношений всех частей рефлекторной дуги. В последнее время Тоуер (1926 г.), Котс и Тигс (1928 г.) также оспаривают точку зрения Гентера.

Для правильного понимания вопроса о роли вегетативной иннервации в осуществлении тонуса большое значение имеют исследования, касающиеся так называемых псевдомоторных, или тономоторных явлений. Суть явления заключается в том, что через 5—6 дней после перерезки моторного нерва языка (n. hypoglossus) чувствительный нерв (n. lingualis) приобретает двигательные свойства: раздражение его периферического конца, в норме дающее только вазодилататорный эффект, начинает вызывать тонические сокращения, резко отличные от обычных быстрых сокращений, вызываемых раздражением n. hypoglossus. Сокращения эти наступают после отчетливо уловимого, иногда довольно продолжительного, скрытого периода, постепенно усиливаются и остаются еще довольно долго (много секунд, иногда несколько минут) по прекращению раздражения. Гейденгайн выяснил, что эти псевдомоторные явления обусловлены раздражением проходящих в n. lingualis сосудорасширяющих волокон chorda tympani, а его ученик Рогович показал, что аналогичные явления могут быть вызваны в мускулатуре верхней губы при раздражении ansae Vieussenii, содержащей в своем составе сосудорасширители для этой области. Наконец, в 1894 г. Шеррингтон получил такие же псевдомоторные тонические сокращения в мышцах задней конечности, раздра-

жая периферические нервы после перерезки корешков спинальных нервов через сроки, вполне достаточные для полного перерождения моторных нервов.

Относительно роли сосудорасширителей было показано и Гейденгайном, и Роговичем, и впоследствии Ван-Рийнберком и Франком, что хотя наступление тонических сокращений всегда обусловливается раздражением именно тех нервных стволов, которые содержат в себе сосудорасширители, однако псевдомоторные явления нельзя считать попросту результатом расширения сосудов: эти эффекты могут быть расчленены при соответственном варьировании условий опыта.

Этот вюльпиан-гейденгайновский феномен, почти совершенно забытый, был в последние годы подвергнут и проверке, и пересмотру в связи с гипотезой де Бура о симпатическом происхождении тонуса поперечнополосатых мышц. Именно Ван-Рийнберк исследовал вопрос об участии симпатических волокон в наступлении псевдомоторных явлений и показал, что: 1) ни в одном из описанных до настоящего времени случаев перерезка симпатического компонента периферических нервов не создает почвы для возникновения псевдомоторных явлений, и, наоборот, эта почва создается при перерезке чисто моторных волокон, независимо от того, перерезан или сохранен компонент симпатический; 2) раздражение симпатических волокон никогда не вызывает тономоторных явлений, за исключением «губного феномена» Роговича, но в этом случае, в виде исключения, в симпатической системе проходят сосудорасширители. Занимаясь, далее, изучением зависимости между сосудорасширительными и псевдомоторными явлениями, Ван-Рийнберк, между прочим, испытал введение адреналина в язычную артерию и обнаружил, что хотя само введение адреналина псевдомоторных явлений не вызывает, но, несмотря на резкое сужение сосудов, оно не только не препятствует наступлению псевдомоторных эффектов от раздражения n. lingualis, но даже во многих случаях усиливает их. Ван-Рийнберком этот факт дальнейшему анализу подвергнут не был.

Франк со своими сотрудниками подошел к изучению псевдомоторных эффектов, исходя из представления об обязательном антагонизме между симпатической и парасимпатической системами и пользуясь химическими раздражителями. Оказалось, что после заблаговременной перерезки моторных нервов, в условиях, обеспечивающих наступление псевдомоторных эффектов, последние могут быть вызваны не только электрическим раздражением сосудорасширяющих нервов, но и внутривенным введением парасимпатомиметического яда — ацетилхолина, причем это касается всех случаев, не исключая и «губного феномена» Роговича. Псевдомоторные эффекты парализуются атропином; что же касается адреналина, то он не только никогда (и в верхней губе!) не вызывает псевдомоторных явлений, но даже создает якобы временное препятствие для их наступления.

Франк приходит к заключению о тройной иннервации поперечнополосатых мышц: обычно известные двигательные нервы вызывают быстрые сокращения (одиночные и тетанические), действуя на фибриллярный аппарат; парасимпатические, действуя на саркоплазму, обусловливают наступление тонических сокращений и тонуса (особые, отличные от сосудорасширителей, но им сопутствующие «тономоторные» волокна), а симпатические, являясь антагонистами парасимпатических, тонус тормозят и наступлению тонических сокращений препятствуют. Расхождение своих данных с данными Ван-Рийнберка в вопросе о действии адреналина на тономоторные явления (благоприятное влияние у Рийнберка

и тормозящее у Франка) Франк пытается объяснить тем, что Рийнберк вводил адреналин интраартериально, а он — интравенозно.

Таким образом, совершенно бесспорным является тот факт, что псевдомоторные (тономоторные) действия вызываются при раздражении именно тех нервных стволов, которые содержат в своем составе вазодилататоры, независимо от того, какой системе они принадлежат, и что эффекты не являются простым последствием гиперемии. Но нужно ли их считать результатом особых тономоторных волокон, проходящих всегда вместе с вазомоторными, или же вторым, параллельным вазодилатации, эффектом тех же вазодилататорных волокон, — этот вопрос остается открытым.

К этому явлению Орбели подошел с точки зрения развиваемой им гипотезы, согласно которой симпатическая иннервация может играть такую же роль в отношении поперечнополосатой мышцы, какую она играет в отношении гладкой и сердечной мускулатуры, т. е. влиять на основные функциональные свойства мышцы: возбудимость, проводимость, сократительность. И действительно, в ряде работ Орбели и его сотрудникам удалось показать, что эти тонические сокращения наступают при более слабых токах, бывают резче выражены и имеют значительно бóльшую длительность, если раздражению n. lingualis предшествует внутривенное впрыскивание адреналина (опыты Л. А. Орбели и Л. Г. Фидельгольца) или раздражение шейного симпатического нерва (последнее при условии перерезки n. hypoglossus выше присоединения симпатических волокон, т. е. в костном канале). Наоборот, тономоторные явления оказываются резко ослабленными, если раздражению n. lingualis предшествует раздражение чисто бульбарного компонента n. hypoglossus (опыты Л. А. Орбели и А. Г. Гинецинского). Этот тормозной эффект не связан с моторными эффектами n. hypoglossus, так как может наблюдаться еще несколько дней после полной утраты нервом двигательных влияний в силу перерождения и появляется раньше моторных эффектов при регенерации (опыты Л. А. Орбели и С. И. Гальперина). Этими данными ясно подчеркивается разница между «тономоторными» влияниями, которые ведут к осуществлению тонических сокращений и в данном случае принадлежат n. lingualis, и влияниями «тонотропными», которые выражаются только в создании условий для этих тонических сокращений — благоприятных (положительное тонотропное влияние симпатических волокон) или неблагоприятных (отрицательное тонотропное влияние n. hypoglossus). По мнению Орбели, отсутствие ясного разграничения этих понятий и повело в значительной степени к тем противоречивым данным и взглядам, которые возникли по вопросу о роли симпатической нервной системы в осуществлении тонуса скелетной мускулатуры.

Усиление тономоторных эффектов n. lingualis под влиянием адреналина получил и Платнер в лаборатории Брюкке (1926 г.).

Данные, касающиеся тономоторных явлений, интересны тем, что характеризуют значение вегетативного и соматического иннервационных аппаратов для поперечнополосатых мышц, как бы возвращенных путем перерезки соматических нервов в состояние атавистическое, близкое к более примитивным формам мышечной ткани. Из них ясно видно, что в этом состоянии поперечнополосатые мышцы обнаруживают и функциональное сходство с гладкой и сердечной мышцей. Лишенная соматической иннервации мышца оказывается во власти местно действующих химических агентов, вызывающих в ней непрерывные фибриллярные подергивания; эти подергивания усиливаются и доходят до общего медленного и длительного сокращения под влиянием сосудорасширяющих

волокон или сопутствующих им тономоторных волокон. Симпатический нерв, как и в случае сердца, создает фон, благоприятный для этих тонических сокращений, хотя сам никаких видимых эффектов не вызывает. Появляющаяся соматическая иннервация как в филогенезе, так и в эмбриональном развитии, так, наконец, и при регенерации (Л. А. Орбели и С. И. Гальперин) сначала подавляет филогенетически более древние формы мышечной деятельности, не соответствующие уже требованиям точно размеренной, быстро наступающей и быстро сменяющейся деятельности, столь характерной для нормальной поперечнополосатой мышцы, а затем уже начинает вызывать эти новые быстрые процессы сокращения.

Но и при переходе от одних форм деятельности к другим симпатическая иннервация сохраняет свою способность регулирования функциональных свойств нервно-мышечного прибора. Исследования Орбели и его сотрудников в целом ряде вариантов демонстрируют эту роль симпатических волокон в отношении нормальных мышц. Удалось показать, что доведенная до значительной степени утомления скелетная мышца лягушки приобретает вновь способность работать в течение значительного периода времени, если к раздражению двигательных нервов присоединить еще раздражение симпатических волокон, направляющихся к конечности (А. Г. Гинецинский). Под влиянием раздражения симпатических волокон мышца приобретает способность развивать большее напряжение и дольше его удерживать, иначе говоря, — преодолевать большее препятствие в течение более долгого периода времени, чем до раздражения (Гинецинский).

Далее удалось обнаружить, что раздражение симпатических волокон меняет возбудимость периферического нервно-мышечного прибора, насколько об этом можно судить по изменению порогов раздражения двигательных корешков: изменения оказываются то положительными (повышение возбудимости), то отрицательными (понижение возбудимости). Особенно резко эти «батмотропные» эффекты выступают в тех случаях, когда мышца приведена в гиподинамическое состояние плохими условиями переживания или отравлением хлоралгидратом (В. В. Стрельцов). Состояние это наступает, по-видимому, в результате каких-то физико-химических изменений мышечного вещества в области распределения концевых двигательных пластинок. Концевые пластинки под влиянием утомления, накопления продуктов метаболизма, отравления страдают в первую очередь и в первую же очередь оправляются под влиянием n. sympathicus. До настоящего времени не удалось обнаружить влияния n. sympathicus на возбудимость мышц при прямом его раздражении (В. В. Стрельцов, Г. В. Гершуни). Восстановление работоспособности мышц происходило очень легко только в случаях утомления, вызванного раздражением двигательных корешков, а при утомлении от непосредственного раздражения мышцы n. sympathicus дал восстановление пока только один единственный раз (Гинецинский).

Несомненно, что эффекты эти являются результатами физиологического возбуждения симпатических волокон, так как характеризуются теми же особенностями, какие мы наблюдаем при раздражении симпатических сердечных волокон, т. е. наступают после довольно значительного скрытого периода, постепенно развиваются, достигая наивысшей степени нередко уже по прекращении раздражения, и имеют очень длительное последействие. Этим одним уже исключается возможность толкования описанных явлений как результата физических погрешностей, вроде петель тока и т. п. Получаются эти эффекты не только при электрическом раздражении, но и при химическом: при смазывании симпатических узлов

никотином (сделанные независимо от Орбели, но для проверки данных Гинецинского, опыты Г. И. Степанова, в последнее время подтвержденные А. Г. Гинецинским и П. А. Некрасовым), а также при действии на периферические окончания симпатомиметического яда тетрагидро-β-нафтиламина, который и вызывает самостоятельно эффекты и усиливает эффекты раздражения симпатических волокон (опыты Стрельцова). Эффекты раздражения симпатических волокон парализуются эрготоксином (Стрельцов). Гиподинамические состояния, как утомление или отравление, создают особенно благоприятную почву для обнаружения действия как симпатических волокон, так и тетрагидро-β-нафтиламина.

Существенно важно, что все явления, характерные для раздражения симпатических волокон, выступают и при центральных возбуждениях при условии сохранения связи между мышцей и центральной нервной системой только за счет симпатических волокон (Гинецинский). Что касается механизма действия симпатических волокон на периферический нервно-мышечный прибор, то можно бесспорно утверждать, что это — влияния прямые, не зависящие от сосудодвигательных эффектов, так как опыты Гинецинского и Стрельцова в главной массе были произведены на обескровленных изолированных мышцах.

Данные Л. А. Орбели и его сотрудников встретили возражения со стороны Вастль из лаборатории Ленгли и Г. С. Вацадзе из лаборатории И. С. Беритова. Обоим авторам не удалось воспроизвести явления, полученные Гинецинским в первой его работе, на основании чего оба приписали результаты Гинецинского и Стрельцова «технической ошибке», основанной на забрасывании петель тока с симпатических волокон на двигательные нервы. Однако, как уже упоминалось выше, самый ход явлений говорит против такого подозрения. Кроме того, явления вполне отчетливо воспроизводятся при химическом раздражении симпатических узлов и парализуются эрготоксином, что с точки зрения «петель тока» никак не может быть объяснено. Наконец, явления выступают в той же форме при центральном возбуждении. После опубликования работ Вастль и Вацадзе вызвавшие возражения опыты Гинецинского были снова повторены в лаборатории Орбели А. Т. Худорожевой с тем же результатом. Кроме того, А. Г. Гинецинским, Н. И. Нехорошевым и М. Б. Тетяевой аналогичные результаты получены на теплокровных животных (собаках и кошках), что не удавалось Вастль. Данные Гинецинского и точка зрения Орбели вполне подтверждены также исследованиями П. А. Некрасова (1927—1928 гг.), Котса и Тигса (1928 г.), Наканиши (1928 г.). Данные, вполне согласные с результатами Стрельцова, получены Ахелисом (1928 г.) в лаборатории Гильдемейстера, но опубликованы без указания на работы Стрельцова и вообще на работы школы Орбели.

Все изложенное позволяет утверждать, что симпатическая иннервация поперечнополосатой мускулатуры имеет как бы адаптационное значение: она устанавливает функциональную способность периферического двигательного аппарата на тот или иной уровень к моменту притекания импульсов со стороны центральной нервной системы по двигательным нервам и таким образом обеспечивает возможность выполнения большей или меньшей работы, большего или меньшего напряжения, поддержания более или менее длительного и более или менее выраженного тонуса при равных центральных импульсах.

Влияние симпатических волокон сказывается также целым рядом химических и физических изменений в мышечном веществе. Именно, в связи с утверждением де Бура о симпатическом происхождении тонуса был осуществлен ряд работ о влиянии симпатических волокон на креатиновый

обмен в мышце, так как, согласно данным Пекельгаринга и Хоогенхойзе, мышечный тонус сопровождается значительным повышением креатинового обмена. Действительно, некоторым авторам (Янсма, 1915 г.; Риссер, 1916 г.) удалось заметить понижение содержания креатина в мышцах той половины тела, которая была оперативным путем лишена симпатической иннервации, но, с другой стороны, Ван-Рийнберк (1917 г.) такой разницы не обнаружил.

В своих работах Лукаш и Мансфельд (1915 г.), Г. И. Степанов (1922 г.), Л. А. Орбели (1924 г.) и А. Н. Крестовников (1926 г.) получили указания на то, что под контролем симпатических волокон находятся окислительные процессы в мышце; однако, как показали опыты Гинецинского, повышение окислительных процессов не может рассматриваться как единственная или даже главная причина повышения работоспособности утомленных мышц под влиянием n. sympathicus, так как это явление отчетливо выступает и в анаэробных условиях.

Де Бур (1918 г.) показал, что на симпатикотомированной стороне замедляется наступление трупного окоченения; факт был подтвержден Брюкке и Негрин-и-Лопецом, но был истолкован ими как результат расширения сосудов и местной гиперемии. Однако Стрельцову удалось наблюдать в некоторых случаях на заранее обескровленных лягушках стремительное развитие окоченения на той стороне, где раздражались симпатические волокна, что заставляет признать прямое влияние n. sympathicus и на процессы, лежащие в основе окоченения.

В лаборатории Орбели установлено еще влияние n. sympathicus на электропроводность мышечной ткани (А. В. Лебединский, 1924 г.), на размеры выхода молочной и фосфорной кислот (Е. М. Крепс и В. В. Стрельцов, 1928 г.) и наличие каких-то, пока точнее не определенных веществ, активных в отношении сердца лягушки (М. Б. Тетяева, 1928 г.).

Наконец, по данным лаборатории Абдергальдена и Эмбдена, симпатикотомия ведет к изменению содержания в мышцах гликогена и лактацидогена.

Установить точную и полную картину физических и химических явлений, вызываемых или контролируемых в мышце симпатической нервной системой, в настоящее время еще не представляется возможным. Тем более не представляется возможным сейчас установить характер зависимости между этими химическими изменениями и изменениями функциональных свойств нервно-мышечных приборов. Трудно даже решить, что является причиной, что следствием. Но можно уже сейчас утверждать, что если по влиянию на функциональные свойства мы вправе назвать симпатическую иннервацию скелетных мышц «адаптационной» (Орбели), то весь ряд физических и химических изменений заставляет считать ее «трофической», как это принимают И. П. Павлов и Гаскелл для вегетативной иннервации сердца. В смысле признания за вегетативной иннервацией скелетных мышц трофической роли говорит большой и систематический ряд работ Кен Куре и его многочисленных сотрудников.

Симпатическая иннервация рецепторов и центральной нервной системы

Гистологами давно уже были обнаружены добавочные тонкие нервные волокна, сопровождающие толстые мякотные волокна воспринимающего нейрона и заканчивающиеся в периферических рецепторных аппаратах (так называемые тимофеевские волокна). О роли и происхождении этих

волокон до последнего времени ничего определенного не было известно. Многие считали, что они принадлежат симпатической системе, но Букке еще в 1924 г. отмечал, что симпатическое происхождение их не доказано. По предложению Орбели, Е. Т. Юрьева (1926 г.) исследовала (под руководством В. Ф. Мартынова) слизистую оболочку языка собак, у которых специально для этой цели Орбели производил либо перерезку n. lingualis, либо иссечение верхнего шейного симпатического узла. Оказалось, что в первом случае перерождаются толстые мякотные волокна рецепторов, а тимофеевские остаются неизмененными, и что во втором случае, наоборот, сохраняются толстые, а перерождаются тимофеевские добавочные волокна. Следовательно, можно утверждать, что по крайней мере в рецепторах языка тимофеевские волокна являются симпатическими. Это дает основание думать, что таковыми же и уже во всяком случае вегетативными являются тимофеевские волокна и других рецепторных аппаратов. Орбели (1924 г.) высказал предположение, что эта добавочная симпатическая иннервация рецепторных приборов может иметь значение аппарата, изменяющего возбудимость рецепторов и создающего таким образом явления адаптации.

Выполненные по предложению Орбели экспериментальные работы А. В. Тонких (1925 г., 1926 г.) и К. И. Кунстман (1926 г., 1928 г.) подтвердили это предположение и дали, кроме того, основание для утверждения, что влияние симпатических волокон распространяется и на центральную нервную систему, по крайней мере на спинной мозг. Так, Тонких, исследуя у лягушки скорость протекания спинномозговых рефлексов по Тюрку, показала, что раздражение пограничного симпатического ствола на уровне 6-го—7-го ганглиев вызывает резкие изменения времени рефлекса, притом иногда в сторону ускорения, например с 80—100 сек. до 6—7 сек., иногда в сторону замедления, вплоть до полного исключения исследуемых рефлексов на более или менее значительный период времени. Ожидания, что раздражение n. sympathicus создаст асимметрию в течении рефлексов, подтвердилось только в известной части опытов и сделало вероятной исходную точку зрения Орбели на регуляцию возбудимости рецепторов. Но в большей части случаев влияния оказались двухсторонними и в равной мере охватывающими обе стороны тела, что заставляет признать влияние n. sympathicus на общий для обеих половин тела, т. е. спинномозговой, участок рефлекторной дуги. Эффекты эти получались не только при электрическом, но и при химическом раздражении путем нанесения раствора никотина на узлы симпатической цепи. Этим, с одной стороны, исключается возможность приписать результаты физической ошибке, а с другой — подчеркивается влияние на мозг именно эффекторных симпатических волокон, а не каких-либо афферентных волокон, имеющихся в составе пограничного ствола, так как никотин в применявшихся концентрациях является специальным раздражителем синапсов между преганглионарными волокнами и периферическими ганглиозными клетками вегетативной системы. Так как наряду с этим эффекты раздражения n. sympathicus вполне отчетливо выступают и после исключения кровообращения путем иссечения сердца, приходится признать их результатом прямого воздействия симпатических эффекторных клеток на спинномозговое вещество.

Далее Тонких обнаружила, что этот регулирующий функциональные свойства спинного мозга симпатический аппарат может быть приведен в действие высшими центрами симпатической системы. Оказалось, что торможение тюрковских спинномозговых рефлексов при раздражении поваренной солью таламической области в классическом опыте Сеченова

осуществляется при посредстве симпатической системы: перерезка всех rami communicantes на обеих сторонах тела исключает получение сеченовского торможения.

К. И. Кунстман изучала в течение многих месяцев (от двух месяцев до двух с лишком лет) несколько собак, подвергнутых односторонней абдоминальной симпатэктомии. Наблюдения велись параллельно на обеих задних конечностях и касались рефлексов на тепловое и электрическое раздражение кожи подошвенной области, коленных рефлексов и рефлексов на прикосновение к волоскам.

В то время как у нормальных животных пороги возбудимости для теплового и электрического раздражения в подавляющем большинстве опытов оказываются почти тождественными на симметричных пунктах и лишь в единичных случаях представляют небольшие отличия, после односторонней симпатэктомии только изредка удается наблюдать близкие величины порогов, в большинстве же опытов получается более или менее резкое расхождение, притом в различных опытах различное и по направлению, и по степени. Это свидетельствует о том, что речь идет не о потере какого-либо вида чувствительности, а о нарушении регуляции на одной из конечностей, которая не может следовать за нормальной конечностью в смысле установки возбудимости на определенный, соответствующий данным условиям уровень, иначе говоря — о потере или ослаблении адаптационной способности. Что в этих явлениях известная роль принадлежит нарушению сосудодвигательной иннервации, в этом не может быть сомнения, но всецело относить результаты на счет изменения кровообращения было бы большой крайностью. Во всяком случае в настоящий момент еще трудно провести разграничение между прямыми и косвенными результатами симпатэктомии.

Но что уже совсем нельзя объяснить с точки зрения сосудодвигательной, это наклонность симпатэктомированной конечности, несмотря на понижение собственной возбудимости, отвечать на раздражение противоположной конечности.

Наблюдения над коленными рефлексами при однократном испытании их были мало поучительны в смысле оценки силы рефлексов — временами было впечатление различия в размахе движения, но с уверенностью этого решить нельзя. Зато вполне убедительную, графически зарегистрированную и вполне одинаковую у всех собак картину дают коленные рефлексы при нанесении по коленному сухожилию серии раздражений в 50—100 ударов в правильном ритме (по метроному). А именно, в то время как обе конечности у нормальных собак и нормальная конечность у оперированных собак способны отвечать до 100 раз и более отдельными дергающими экстензорными движениями в коленном суставе, оперированная конечность уже очень скоро начинает обнаруживать тоническое сокращение сгибателей, особенно в тазобедренном суставе, так что вся конечность оказывается подтянутой к животу и коленные рефлексы постепенно сходят на нет. Этот тонический рефлекс развивается тем скорее, чем чаще ритм раздражения, и иногда имеет очень длительное последействие. При сравнительно редких ритмах можно получить почти параллельное течение коленных рефлексов на обеих сторонах. Но и при наблюдении однократных коленных рефлексов удается отметить ряд характерных особенностей: 1) наклонность оперированной стороны давать перекрестный коленный рефлекс, т. е. отвечать на раздражение противоположного коленного сухожилия; 2) наклонность к образованию цепных рефлексов или в форме ряда постепенно ослабевающих движений в коленном же суставе, в редких случаях дающих полную картину клонуса,

или в форме ответа на первичную экстензию в колене вторичным дорзальнофлексионным движением в голеностопном суставе. Все эти факты, конечно, никак не могут быть уложены в рамки вазомоторных расстройств и свидетельствуют о значительном нарушении нормальных регуляторных процессов, притом частью в одноименной с операцией стороне спинного мозга, частью, может быть, и в периферических рецепторах.

В дальнейшей работе (Кунстман) у двух собак с односторонней симпатэктомией была произведена перерезка спинного мозга в целях высвобождения изучаемых рефлекторных дуг из-под влияния высших отделов центральной нервной системы, причем у одной перерезка была произведена на уровне верхних грудных сегментов, у другой — в середине люмбального отдела. Таким образом, область выхода симпатических волокон (торако-люмбальный отдел спинного мозга) оказалась у первой собаки отделенной от краниальных вегетативных центров, но связанной с изучаемым сегментарным аппаратом, у второй — наоборот. Многомесячное изучение обеих собак еще более убедило автора в регулирующем влиянии n. sympathicus на тонус, пороги возбудимости и течение рефлексов и показало, что спинномозговые симпатические центры посылают свои регулирующие импульсы к рефлекторной дуге частью под влиянием вегетативных центров головного мозга, частью под влиянием самой (изучаемой) рефлексогенной области.

Некоторые из наблюдений К. И. Кунстман были повторены и подтверждены А. А. Волоховым (1928 г.), который, кроме того, проследил влияние односторонней симпатэктомии на ход реституции рефлексов по мере регенерации перерезанных и сшитых седалищных нервов. Наблюдения Волохова обнаружили ряд существенных отличий в ходе реституции рефлексов между контрольной и симпатэктомированной конечностями, что еще раз говорит об адаптационной и, может быть, трофической роли симпатической иннервации для рецепторных аппаратов.

Совершенно независимо от Орбели, пользуясь введением в организм человека вегетативных ядов (пилокарпина, физостигмина, адреналина, атропина), Гесс (1925 г.) пришел к заключению, что вегетативная нервная система играет важную роль в явлениях адаптации высших органов чувств.

Таким образом, можно считать вполне установленным, что симпатическая нервная система (а в некоторых случаях и парасимпатическая) оказывает прямое регулирующее влияние на все возбудимые ткани, в силу чего высшие отделы мозга и афферентные волокна могут через посредство симпатической системы создавать во всех частях рефлекторного аппарата адаптационные явления в широком смысле этого слова, т. е. известную, соответствующую условиям времени предуготовленность рефлекторного аппарата к выполнению его функций. Нарушение этой адаптационной иннервации, не отнимая у рефлекторного аппарата способности функционировать, создает, однако, ряд важных, неблагоприятных с точки зрения экономии и точности работы уклонений от нормы.

Мы видели, что для периферических рецепторов уже имеется анатомически доказанная симпатическая иннервация в виде тимофеевских волокон. Что касается влияния n. sympathicus на спинной мозг, то и для его доказательства имеются достаточные анатомические данные. Именно, гистологами уже давно показано, что в задние корешки спинномозговых нервов через rami communicantes поступают волокна, трофические центры которых находятся в симпатических ганглиях. Сначала их считали (а некоторые авторы считают и теперь) афферентными волокнами симпатической системы, но Гаскелл признал в них эфферентные постганглио-

нарные симпатические волокна. В то время они были прослежены только до мозговых оболочек, и Гаскелл считал их вазомоторными волокнами оболочек. Но в настоящее время имеются указания Лемана на то, что эти волокна проникают и в глубь спинномозгового вещества.

Весь изложенный материал о функциях вегетативной нервной системы свидетельствует о том, что вегетативные волокна вызывают ряд изменений в деятельности всех без исключения органов и тканей. Эти изменения деятельности связаны с рядом разнообразнейших и сложнейших химических превращений. Не удивительно поэтому, что возбуждение любого отдела вегетативной системы будет сопровождаться хотя бы временными изменениями химизма крови и общей химической экономии организма. Нужно отметить, что громадный материал по вопросу о влиянии вегетативной системы на химизм крови еще не поддается достаточно обоснованной и законченной систематизации.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Разнообразие функций вегетативной нервной системы, управляющей всей решительно деятельностью организма, за исключением сокращений поперечнополосатой мускулатуры, обусловливает и разнообразие методов исследования: все приемы физиологической методики должны быть использованы для учета и оценки влияния тех или иных отделов или ветвей вегетативной нервной системы на тот или иной физиологический процесс. В последнее время даже методы исследования типичнейших анимальных функций сделались методами изучения вегетативной системы, в связи с разработкой вопроса о влиянии симпатической нервной системы на скелетные мышцы, рецепторы и центральную нервную систему.

Мы упомянем здесь о некоторых приемах, сыгравших исключительную роль в изучении общей конструкции вегетативной системы. Сюда, помимо общих приемов — перерезки нервных стволов в целях наблюдения над выпадением функций и ходом перерождения, раздражения нервов и оценки их влияния на тот или иной процесс, относится и использование ядов, специфически поражающих различные рецептивные субстанции.

Особо важную роль сыграл так называемый *никотинный метод*, разработанный и использованный Ленгли и Диккинсоном и давший нам главный материал для уяснения общего плана построения вегетативной нервной системы. Этот метод основан на свойстве никотина как при внутривенном его применении, так и при местном нанесении на отдельные периферические узлы парализовать места связи преганглионарных волокон с периферическими клетками. Путем систематического последовательного локального отравления отдельных узлов с последующим раздражением нервных стволов по обе стороны от отравленных узлов Ленгли и Диккинсон, а позже Ленгли и Андерсон провели точное разграничение между узлами типа спинальных ганглиев, лежащими на пути афферентных нервов и не заключающими в себе перерыва волокон и синаптических связей, и узлами вегетативной системы. Затем они же точно выяснили места перерывов для вегетативных волокон различного уровня выхода из центральной нервной системы и различного функционального значения.

В последнее время приобретает все большее значение другой вариант никотинного метода, основанный на использовании первой, возбуждающей фазы действия никотина на узлы вегетативной нервной системы в целях установления наличия вегетативных влияний на тот или иной орган, характера этих влияний, локализации мест перерывов и т. д. Этот прием оказывается особенно ценен там, где применение электрического раздра-

жения вегетативных нервных веточек технически неосуществимо или дает повод опасаться рассеивания электрического тока на близлежащие нервы. Широко использован этот прием И. Ветохиным, Г. И. Степановым, А. Г. Гинецинским, П. А. Некрасовым, А. В. Тонких и др. Далее Некрасов показал, что с этой целью вместо никотина может быть использован и адонилен.

Другой своеобразный метод исследования основан на использовании ядов симпатомиметических (адреналина, реже тетрагидропаранафтиламина и эфедрина) и парасимпатомиметических (ацетилхолина или пилокарпина) в целях проверки и дифференцирования влияния той и другой систем на различные функции. Однако этот прием, дающий почти абсолютно точные указания при применении этих ядов к изолированным органам, дает и должен давать довольно запутанные и сбивчивые результаты при внутривенном и, особенно, при подкожном введении этих ядов. Уже не говоря о тех исключениях из правил действия обеих этих групп ядов, на которые указывалось выше, оценка влияния этих ядов осложняется влиянием их через посредство вегетативных же волокон на различные органы внутренней секреции и связанным с этим поступлением в кровь гормонов, обладающих иногда очень резким физиологическим действием (например, адреналина, питуитрина, гормонов щитовидной железы). Дальнейшим осложняющим фактором является влияние тех же ядов не только на периферические окончания и рецептивные субстанции, но и на центральную нервную систему, в частности на вегетативные центры. При такой сложности влияний иногда бывает трудно разобраться в результирующей картине, а иногда выступают роковые для жизни явления (например, влияние адреналина на центры n. vagus, влияние всех симпатомиметических ядов на вегетативные центры в corpus striatum и regio subthalamica).

При изучении общего плана построения симпатической системы и распределения влияния преганглионарных и постганглионарных волокон существенно важен и выбор подходящих эффекторных аппаратов, удобных для наблюдения. Очень ценными оказались наблюдения над пиломоторными явлениями, над работой потовых желез и сосудодвигательными эффектами у млекопитающих, над движением перьев у птиц, над пигментными клетками кожи у амфибий и рыб, над сосудами и кожными железами у амфибий.

АФФЕРЕНТНЫЕ ПУТИ И РЕФЛЕКСЫ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В учении об афферентных путях вегетативной нервной системы существуют значительные затруднения и противоречия из-за смешения нескольких вопросов. Именно, нужно строго разграничить вопросы: 1) о наличии в периферических ветвях и сплетениях вегетативной нервной системы афферентных волокон, 2) о наличии в узлах вегетативной нервной системы клеток, служащих трофическими центрами афферентных волокон, 3) о наличии синапсов между афферентными волокнами и клетками периферических узлов вегетативной нервной системы в самих узлах и возможности их функционирования в качестве рефлекторных центров. 4) о существовании афферентных волокон sui generis, управляющих исключительно вегетативными волокнами и отличных от афферентных волокон соматической системы, 5) об особенностях висцеральной чувствительности.

Первый вопрос решается, безусловно, в положительном смысле: во всех решительно сплетениях и ветвях вегетативной нервной системы.

в том числе и симпатической, наряду с эфферентными волокнами проходит большое количество волокон афферентных. Так, от всех органов грудной и брюшной полостей афферентные волокна могут достигать центральной нервной системы только via n. vagus, или via truncus sympathicus et rami communicantes.

Второй вопрос, по-видимому, решается в отрицательном смысле: подавляющее большинство афферентных волокон, идущих в составе вегетативных нервных сплетений, а может быть и все, имеют свои трофические центры в спинальных ганглиях и аналогичных им ганглиях n. vagus и n. glossopharyngeus и в этом отношении не отличаются от всех других афферентных волокон. Однако раздаются единичные голоса, утверждающие, что и в узлах солнечного сплетения и в узлах симпатической цепи часть клеток играет роль трофических центров афферентных волокон.

Наличие синаптических связей между афферентными волокнами и ганглиозными клетками периферических ганглиев внутри узлов и возможность осуществления истинных рефлексов через посредство этих узлов без участия центральной нервной системы категорически отрицаются Ленгли и большинством авторов. Но есть авторы, признающие такие связи (Б. И. Лаврентьев, Л. А. Корейша, Дрезель). Л. А. Корейша даже рассматривает g. nodosum et jugulare n. vagus и g. cervicale super. sympathicus как узлы, образующие вместе рефлекторный центр.

Наряду с этим авторы, отрицающие осуществление истинно рефлекторных актов за счет узлов вегетативной системы, допускают или даже считают весьма частым и типичным проявлением деятельности периферических узлов так называемые аксон-рефлексы, или псевдорефлексы, т. е. случаи передачи возбуждений с одной коллатерали делящегося осевого цилиндра на другие коллатерали того же волокна благодаря двухсторонней проводимости нервных волокон. Аксон-рефлекторная передача может быть двухсторонняя, если речь идет о ветвлении отростка наиболее периферического нейрона, например постганглионарного волокна или клетки спинального ганглия. Если же ветвится преганглионарное волокно и оно снабжает коллатералями клетки ряда узлов, то бесспорна передача только в направлении от преганглионарного волокна к постганглионарному, обратное же распространение возбуждения — с постганглионарного волокна на преганглионарное — пока не доказано, а некоторыми авторами даже отрицается.

Возможность передачи возбуждения через узлы симпатической системы после исключения центральной нервной системы впервые была указана Н. Соковниным и впоследствии подтверждена А. А. Ющенко для случаев передачи с одного n. hypogastricus через g. mesentericum infer. на противоположный n. hypogastricus и мочевой пузырь. Истолкование этого «рефлекса» как аксон-рефлекса принадлежит Ленгли, которым и введен последний термин. Ленгли же разъяснил с этой точки зрения ряд реакций, получающихся через посредство других узлов симпатической системы, и использовал преганглионарные аксон-рефлексы для обнаружения связей между волокнами отдельных спинальных корешков и клетками тех или других узлов симпатической системы.

Характерным для аксон-рефлексов является то, что они могут осуществляться и после отделения узла с его клетками, лишь бы перерезка нерва приходилась выше места ветвления осевых цилиндров. При этих условиях способность к передаче возбуждений сохраняется лишь до тех пор, пока не наступит перерождение волокон, отделенных от клеточных тел.

Сам Ленгли, по-видимому, не придавал большого физиологического значения аксонным связям и считал бесспорным их естественное участие только в проведении возбуждения вдоль полых мышечных трубок, как например по кишечной трубке. Но в последние годы собран большой ряд фактов, свидетельствующих, с одной стороны, о широком распространении аксонных связей, а с другой — о несомненном участии их в осуществлении ряда местных и отдаленных реакций, если не в физиологических, то уже во всяком случае в патологических условиях.

Многие авторитетные авторы, например Крог, считают, что аксон-рефлексы представляют собой примитивную, типичную для низших животных форму нервного взаимодействия, подавленную у высших организмов надстроившимися реакциями высшего типа (истинными рефлексами).

Типичными аксон-рефлексами являются местные сосудорасширительные реакции в коже, получающиеся лишь в ограниченной зоне вблизи раздражаемого пункта кожи, висцерокутанные рефлексы, выражающиеся сужением сосудов, поднятием волос, а у рыб — сокращением пигментных клеток кожи определенных метамеров тела, при раздражении тех или иных отделов пищеварительного тракта и сокращением этих последних при раздражении соответствующих метамеров тела (Верное). Первые обусловлены происходящими далеко на периферии ветвлением афферентных волокон, распределением коллатералей между рецепторными аппаратами и кожными сосудами (сосудорасширяющая ветвь), вторые — высоким ветвлением постганглионарных волокон, являющихся отростками клеток симпатических узлов. Установлена также возможность взаимодействия между брюшными внутренностями и сердцем через пограничный ствол n. sympathicus по типу преганглионарного аксон-рефлекса (Тонких).

Наряду с аксон-рефлексами, и, может быть, подавляя их, протекает большое количество самых разнообразных истинных рефлексов на вегетативную нервную систему, происходящих при участии центральной нервной системы. Что касается тех афферентных систем, которые могут давать начало этим рефлексам, то, хотя, несомненно, вся вегетативная нервная система стоит под влиянием всей без исключения афферентной системы организма, некоторые авторы склонны из массы афферентных волокон выделять особые тонкие волокна, являющиеся якобы специальными афферентными путями автономных или вегетативных рефлексов (Ренсон, Гентер). Но надо сказать, что вопрос о распределении различных видов чувствительности и различных афферентных импульсов между отдельными типами афферентных волокон остается еще совершенно неразработанным. Бесспорно лишь то, что в стволах периферических нервов сомы и в нервных ветвях полостей тела проходят как тонкие, так и толстые афферентные волокна.

Вопрос об особенностях висцеральной чувствительности в свою очередь обнимает ряд вопросов. Прежде всего возникает вопрос: все ли афферентные импульсы, идущие от различных рецепторов, могут считаться «чувствительными» в смысле наличия сопутствующих им субъективных состояний? Бесспорно, что на протяжении пищеварительного тракта мы имеем громадные области, обильно снабженные рецепторными аппаратами и служащие рефлексогенными зонами разнообразнейших рефлексов, управляющих деятельностью пищеварительных желез и координирующих с ней необходимые изменения в деятельности аппарата кровообращения и дыхания, — рефлексов, осуществляющихся без всяких сопутствующих субъективных переживаний. То же можно сказать о внутренней поверхности сосудистой системы, от которой исходят и

постоянно осуществляются рефлексы прессорного и депрессорного характера, также не связанные с субъективными переживаниями.

Второй вопрос: имеются ли у внутренних органов и у сосудистой системы такие рецепторы и афферентные связи, которые могли бы давать субъективные ощущения, и если да, то какого порядка эти ощущения? Вопрос решается в положительном смысле, так как бесспорно все внутренние органы и все сосудистые трубки по крайней мере в известных частях снабжены нервами болевой чувствительности.

Если при обычных условиях нормального существования органы и оказываются лишенными болевой чувствительности, то при патологических условиях (начальные стадии воспаления, спазмы, опухоли, камни и т. д.) они оказываются источниками нестерпимых болей. Особенностью этих болей является именно эта чрезмерная сила болевых ощущений, отсутствие точной локализации боли, широкая иррадиация самого болевого ощущения или по крайней мере возникновение в определенных отделах кожной поверхности гиперэстетических зон, со строгим соответствием каждому пораженному органу определенных сегментов тела, охваченных иррадиированной болью или гиперэстезией.

Но, кроме субъективных иррадиирующих болей и зон гиперэстезии, описанных Хэдом и Мекензи, отмечены и объективные изменения в тех же метамерах тела, именно: со стороны скелетной мускулатуры упорные тонические сокращения (явления defense, или висцеромоторные рефлексы), а со стороны кожи (Верное) сегментарное побледнение от спазма сосудов, поднятие волосков (гусиная кожа), локализованное потение (висцерокутанные рефлексы). Только весь этот комплекс явлений, взятый в целом, может дать ключ к пониманию особенностей висцеральной чувствительности.

Первое, наиболее простое объяснение иррадиации болей, могло бы быть найдено в гистологических данных А. С. Догеля о клеточном составе спинальных ганглиев. Догель указывал на наличие клеток, которые одним отростком вступают в периферический нерв, а другой посылают не в спинной мозг через задний корешок, а к типичным афферентным клеткам того же спинального ганглия. Если бы было доказано, что этот своеобразный тип клеток через периферический отросток связан с рецепторами именно внутренних органов, было бы понятно, что исходящие из этих рецепторов импульсы, встречая лишний синапс в спинальном ганглии, труднее достигают центральной нервной системы и, кроме того, в случае упорного и длительного раздражения достигают центральной нервной системы не самостоятельным путем, а через посредство другого афферентного нейрона, который и определяет проекцию ощущения. Эти соображения могли бы объяснить неправильную локализацию, но далеко не весь комплекс явлений. Кроме того, самое существование подобных связей внутри спинальных ганглиев подвергнуто сомнению со стороны Ленгли.

Другое объяснение — интрацентральной иррадиацией возбуждения, притекающего со стороны внутренних органов в определенный сегмент спинного мозга, — вполне приемлемо, но опять-таки не объясняет всего комплекса.

По-видимому, наиболее удовлетворительное объяснение заключается в следующем. Как показал Верное, висцерокутанные рефлексы могут осуществляться и без участия центральной нервной системы. Ему удалось у рыб (камбал и скатов) с совершенно разрушенной центральной нервной системой вызывать сегментарные висцерокутанные рефлексы в виде побледнения кожи от сокращения пигментных клеток и сужения кожных сосудов при раздражении отдельных участков пищеварительного тракта и,

наоборот, кутанновисцеральные рефлексы в виде сокращения определенных участков пищеварительного канала при раздражении кожи отдельных метамеров. Верное считает, что висцерокутанные рефлексы, по крайней мере отчасти, являются симпатическими постганглионарными аксон-рефлексами, свидетельствующими о высоком делении аксона периферической клетки и о наличии очень широких связей между отдельными частями метамера за счет коллатералей симпатических волокон.

Если принять во внимание данные Орбели и его сотрудников (Юрьева, Тонких, Кунстман, Волохов) о том, что тимофеевские волокна периферических рецепторов являются симпатическими, что симпатические волокна вызывают и в рецепторах, и в центральной нервной системе резкие изменения возбудимости, то станет понятно, что именно путем симпатического аксон-рефлекса могут быть вызваны наряду с сокращениями меланофоров и сужением сосудов такие изменения возбудимости кожных рецепторов и спинномозгового сегмента, которые сделают вполне понятными и зоны гиперэстезии, и иррадиирующие боли (так называемые висцеросензорные рефлексы).

Что касается явлений defense, или висцеромоторных рефлексов, то, как показал Верное, они представляют собой истинные рефлексы, так как при разрушении спинного мозга исчезают.

Как же понять строго ограниченную локализацию и упорный характер тонического сокращения, длящегося иногда с неизменной силой в течение многих суток? И это явление вполне удовлетворительно объясняется с точки зрения данных Орбели и его сотрудников о роли симпатической иннервации скелетной мышцы: висцеромоторный рефлекс есть спинномозговой рефлекс, но именно такой своеобразный характер он принимает оттого, что протекает наряду с сегментарным постганглионарным симпатическим аксон-рефлексом (висцеромускулярным), повышающим способность мышц развить и длительно поддерживать на исключительной высоте тонус, обусловливаемый моторным нервом.



ДЕЙСТВИЕ СИМПАТИЧЕСКОГО НЕРВА НА ХРОНАКСИЮ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТЫХ МЫШЦ [1]

В 1923 г. Л. А. Орбели и А. Г. Гинецинский показали на лягушке, что электрическое раздражение симпатической цепочки в области 7-го ганглия, т. е. в той же части, которая снабжает симпатическими волокнами седалищный нерв, оказывает в некоторых случаях влияние на передачу возбуждения с нерва на мышцы голени. При утомлении, сводящем почти на нет ответ m. gastrocnemius на непрямое раздражение, или при инъекции кураре, дающего тот же эффект, раздражение индукционным током симпатикуса заметно увеличивает амплитуду сокращений; этот эффект не просто сопутствует, а действительно является следствием раздражения симпатикуса. Раздражение должно продолжаться некоторое время, около минуты, чтобы проявился его эффект, а затем действие сохраняется довольно долго, постепенно угасая.

Со своей стороны, Л. и М. Лапик объясняли действие кураре тем, что яд создает гетерохронизм в системе нерв—мышца. Они показали, что утомление действует таким же образом. Как в одном, так и в другом случае затруднение или даже невозможность передачи возбуждения с нерва на мышцу зависит от увеличения хронаксии последней; мышца, таким образом, разобщается с нервом, хронаксия которого не меняется.

Сопоставляя эти выводы, мы естественно пришли к гипотезе, что возбуждение симпатикуса должно укорачивать хронаксию поперечнополосатых мышц. Мы провели в Сорбонне совместно несколько экспериментов для проверки наших предположений, высказанных в Бостоне на Международном конгрессе физиологов.

Лягушки (Rana fusca) получали под кожу спины инъекцию раствора кураре 1 : 1000 в количестве, слегка превышающем пороговую дозу, нарушающую непрямую возбудимость мышцы.

Мы пользовались кураре типа «Тикуна», вызывающим кураризацию в дозе 1 мг на 100 г веса тела. После того как развивался полный эффект кураризации, разрушался спинной мозг, и путем перевязки аорты останавливалось кровообращение (чтобы полностью исключить вазомоторный эффект, впрочем мало вероятный). Затем с одной стороны отпрепаровывался симпатикус, и на той же стороне перерезались три поясничных нерва, сразу по их выходе из спинномозгового канала.

---

[1] Перевод с французского текста рукописи из архива акад. Л. А. Орбели. Работа выполнена в 1929 г., во время кратковременного пребывания Л. А. Орбели в Сорбонне, совместно с Л. и М. Лапик. В 1930 г. весь материал этой работы был опубликован в «Comptes rendus de séances de la Société de biologie» (t. CIII) от имени Л. и М. Лапик, причем в подстрочном примечании авторы указывают, что имя третьего соавтора, Л. А. Орбели, отсутствует только по некоторым случайным причинам. (*Ред.*).

Измерялась хронаксия соответствующего m. gastrocnemius. Анод вставлялся в рот, а другой тонкий серебряный электрод помещался на мышце. Для раздражения применялась обычная схема с разрядом конденсатора с сопротивлением 7000 омов, без последующего включения индукционного сопротивления. Затем симпатикус раздражали с помощью санного аппарата, при 4—5 перерывах в 1 сек. и расстоянии катушек, меньшем, чем это необходимо для получения максимального раздражения седалищного нерва; для раздражения использовались специальные электроды из тонкой серебряной проволоки, с расстоянием между полюсами 2—3 мм. При этом ствол нерва слегка приподнимался на электродах над окружающей тканью, настолько, чтобы избежать образования значительных петель тока. Раздражение продолжалось 1 мин., после чего с наивозможной быстротой вновь определялась хронаксия икроножной мышцы. Вслед за этим измерение повторялось вновь, через несколько минут отдыха, без нового раздражения симпатикуса. Были получены следующие результаты (хронаксия — в тысячных микрофарады):

I. Кураризованная мышца — 110; раздражение симпатикуса — 85, затем — 90; отдых — 140; новое раздражение симпатикуса — 105; отдых — 130.

II. Кураризованная мышца — 70; раздражение симпатикуса — 39; после 8 мин. отдыха — 50, затем — 55; еще 10 мин. отдыха — 65.

III. Кураризованная мышца — 70; раздражение симпатикуса — 55, затем — 60; новое раздражение симпатикуса — 37, затем — 40; отдых — 50, снова отдых — 65.

Эти результаты постоянны и определенны. Раздражение симпатического нерва уменьшает в кураризованной мышце величину хронаксии, которая может достигать половины исходного значения. Это изменение постепенно исчезает само по себе в течение 15—30 мин.

Возник вопрос: возможно ли аналогичное явление и на нормальной мышце?

Чтобы измерить хронаксию волокон мышцы при непрямом раздражении с нерва, нужно соблюдать следующие предосторожности: укреплять дифференцированный электрод в отдалении от двигательной точки и наблюдать в лупу минимальные (пороговые) сокращения в непосредственной близости от электрода, усиливающиеся при увеличении силы раздражающего тока выше пороговой.

В этих условиях при сохранении того же порядка опыта, как и в предыдущих сериях, мы получили следующее:

IV. Хронаксия нормальной мышцы — 52, при непрямом раздражении — 50; раздражение симпатикуса: хронаксия нерва — 45, хронаксия мышцы (через несколько минут после раздражения симпатикуса) — 40; отдых: хронаксия нерва — 50, хронаксия мышцы — 45; новое раздражение симпатикуса: хронаксия мышцы (сразу после раздражения) — 28, хронаксия нерва — 45; отдых: хронаксия мышцы — 50, хронаксия нерва — 40.

V. Катушки индукционного аппарата сближены, и таким образом симпатикус раздражается с большей силой. Норма: хронаксия мышцы — 45, хронаксия нерва — 45; раздражение симпатикуса: хронаксия мышцы — 22, хронаксия нерва — 42; отдых: хронаксия мышцы — 40, хронаксия нерва — 42; новое раздражение симпатикуса: хронаксия мышцы — 32, хронаксия нерва — 42; отдых: хронаксия мышцы — 32.

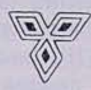
Время, которым мы располагали для этой совместной работы, было ограничено, и потому мы не смогли провести более многочисленные опыты. Но и те, которые мы поставили, дали совершенно согласованные

результаты. Мы неизменно получали один и тот же эффект, выраженный то более, то менее ярко (следует учесть, что сила раздражения симпатикуса точно количественно не учитывалась). Исключение составили лишь два опыта, и то по причинам, заведомо случайным.[2]

В отношении нерва вопрос нуждается в дальнейшем исследовании, но в отношении мышцы мы считаем себя вправе сделать следующие заключения:

1) при раздражении индукционным током симпатических волокон, идущих к мышце, наблюдается снижение ее хронаксии, причем этот эффект является обратимым;

2) этот феномен позволяет объяснить результаты Л. А. Орбели и А. Г. Гинецинского с точки зрения теории курариизации, сформулированной Л. и М. Лапик.



[2] В одном случае (лягушка II) мы установили, что в момент раздражения симпатикуса электроды были замкнуты накоротко, а в другом (лягушка IV) опыт повторялся в третий раз, и есть основания предполагать, что нерв был уже истощен или поврежден.

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ СОМАТИЧЕСКОЙ И СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНЫХ СИСТЕМ[1]

Я должен начать с выражения благодарности Совету Научного института, возложившему на меня почетную обязанность выступить сегодня с докладом. Я очень рад, что в своем докладе могу не только коснуться тех данных, которые получены мною и моими сотрудниками в течение ряда последних лет, но что могу существенное место отвести работе, которая возникла на почве исследований, проведенных Иваном Михайловичем Сеченовым, отцом русской физиологии и вместе с тем одним из первых борцов за женское образование. Я думаю, что эта тема — тема, основанная на работе И. М. Сеченова, — должна быть особенно приятна Анне Адамовне. Я очень рад также тому, что в материале, который вышел из моих лабораторий, значительная и существенная часть выполнена не сотрудниками, а сотрудницами. Я думаю, что это тоже будет некоторым сюрпризом Анне Адамовне.

Разрешите теперь перейти к существу моего доклада. Я должен предупредить, что, к сожалению, я сегодня не дам существенно нового материала; только несколько отдельных фактов будет совершенно новых. Я решил сделать сегодня обзор тех данных, которые получены нами в течение ряда лет. Однако это не полный обзор. Это только часть материала, выхваченная мною из всего того, что у нас сделано за последние годы. Но выхватил я его с определенным расчетом — для того чтобы указать те новые точки зрения, которые невольно возникают из этого фактического материала.

Уже давно в физиологии нервной системы привыкли делить нервную систему на соматическую, или анимальную систему, и на вегетативную, или растительную. Это деление было предложено еще знаменитым анатомом Биша. Биша представлял себе две совершенно раздельные системы, управляющие различными функциями животного организма: анимальная система должна управлять исключительно явлениями соотношений животного организма с внешней средой, тогда как вегетативная, или растительная, нервная система (по представлениям того времени сюда входила почти исключительно симпатическая нервная система) должна управлять функциями питания организма. Rami communicantes должны были обеспечивать взаимное влияние двух систем.

Но с течением времени эта классификация Биша была совершенно заброшена, после того как удалось выяснить, что большое симпатическое сплетение, занявшее в учении Биша место вегетативной системы, представляет собой часть нервной системы, находящуюся в непосредственном

[1] Доложено 21 декабря 1929 г. на торжественном заседании Научного института им. П. Ф. Лесгафта по случаю 50-летия научной, преподавательской и общественной деятельности проф. А. А. Красуской. Врач. газета, № 3, 1930, стр. 189. (*Ред.*).

подчинении у цереброспинальной нервной системы, соединяющуюся с ней при помощи rami communicantes, но не на основе взаимного влияния, как думал Биша в свое время, а на началах подчинения. Спинального происхождения волокна выходят из торако-люмбальной части спинного мозга на периферию, ложатся в rami communicantes albi и в пограничный ствол, прерываются у клеток в его узлах, а отростки этих клеток в виде постганглионарных волокон снабжают различные органы тела. Таким образом возникло учение о единстве этих двух систем и о подчиненной роли симпатической нервной системы.

Впоследствии явилась несколько иная классификация (предложенная Ленгли), которая под понятие «соматическая» нервная система подвела только нервные волокна, иннервирующие поперечнополосатую скелетную мускулатуру, а под понятие «вегетативные (или автономные) волокна» отнесла все остальные центробежные нервы.

Но за самые последние годы появилось новое течение, которое законно утверждает, что симпатическая нервная система (т. е. несомненно вегетативные волокна) иннервирует также и поперечнополосатую мускулатуру, и, следовательно, мы вынуждены относить к области соматической нервной системы только двигательные волокна поперечнополосатых мышц. Эти поперечнополосатые мышцы получают еще и иные волокна, принадлежащие симпатической нервной системе.

Относительно функции этих симпатических волокон, иннервирующих поперечнополосатую мускулатуру, идут большие споры, идет много исследований в последние годы. И я смею теперь думать, что благодаря работам моих лабораторий этот вопрос в настоящее время довольно хорошо и полно освещен. Я не могу сказать, что он окончательно разрешен; но, во всяком случае, выяснен ряд таких влияний симпатической нервной системы на поперечнополосатую мускулатуру, которые остаются вне всякого сомнения. Об этих-то влияниях и о взаимоотношениях симпатической нервной системы и соматической я и хочу сегодня доложить вам.

Исследования, которые были начаты в отношении симпатических нервных волокон для поперечнополосатых мышц, привели нас далее к утверждению, что и органы чувств, и сама центральная нервная система — высшие органы в нашем организме — стоят тоже под контролем симпатической нервной системы. И, таким образом, мы вынуждены сейчас вернуться к той первоначальной точке зрения, которую провозглашал в свое время Биша. Конечно, мы ее должны несколько модифицировать соответственно уровню современных знаний. Но совершенно бесспорно, что симпатическая нервная система — аппарат, не только подчиненный центральной нервной системе, но и влияющий существенно на функции самой центральной нервной системы.

Первые работы, которые начаты были нами в этом направлении, исходили из высказанного мною предположения, что симпатическая иннервация поперечнополосатых мышц есть иннервация, аналогичная иннервации сердца, т. е. иннервация, влияющая на основные функциональные свойства мышечной ткани: на возбудимость, на проводимость, на сократительность и на тоничность мышцы.

Исходя из этой основной гипотезы, мы предприняли ряд исследований, которые привели нас к положительному результату. Одному из моих сотрудников, д-ру А. Г. Гинецинскому, удалось показать, что утомленные под влиянием ряда одиночных раздражений скелетные мышцы при раздражении симпатических волокон вновь освобождаются как бы от утомления и вновь могут выполнять более сильные сокращения, чем до того. Это было первое фактическое подтверждение моей точки зрения.

Очень скоро вслед за этим другой мой сотрудник, д-р В. В. Стрельцов показал, что при непосредственном измерении порогов возбуждения двигательного нерва удается совершенно отчетливо и в очень резкой форме видеть изменения непрямой возбудимости под влиянием раздражения симпатических волокон. Таким образом, этими двумя работами было совершенно ясно и твердо установлено, что влияния на возбудимость и на проводимость нервно-мышечного прибора действительно имеют место.

Ближайшие вслед за этим исследования показали, что во всех указанных случаях речь идет преимущественно о влиянии на переход возбуждения с двигательного нерва на поперечнополосатые мышцы; что в данном случае мы имеем дело с регуляцией со стороны симпатической нервной системы передачи возбуждения с центральной нервной системы на мышечную. К этому привел нас ряд фактов, полученных как д-ром А. Г. Гинецинским, так и В. В. Стрельцовым и Г. В. Гершуни.

Позднее нам удалось получить подтверждение той мысли, высказанной мною ранее, что в основе этого влияния лежит первичное изменение физико-химических свойств мышечной ткани. Под влиянием симпатических волокон, раздражающихся со стороны центральной нервной системы, возникают изменения основных физических, химических и физико-химических свойств, а в связи с этим изменение работоспособности мышцы и улучшенные условия для передачи возбуждения с нерва на мышцу.

Это предположение мое подтвердилось сначала благодаря работе д-ра А. В. Лебединского, которому удалось обнаружить изменения электропроводности мышечной ткани при раздражении симпатических волокон, а затем благодаря работам д-ров Е. М. Крепса и В. В. Стрельцова, которые обнаружили влияние симпатической нервной системы на размеры выхода молочной кислоты из мышцы в кровеносную систему, и д-ра М. Б. Тетяевой, обнаружившей изменение в выходе каких-то физиологически активных веществ.

А в самое последнее время, месяца полтора тому назад, проездом через Париж я имел возможность совместно с проф. Лапиком (L. Lapique) исследовать состояние мышечной хронаксии, т. е. тех временных отношений, которые являются характеристикой возбудимости мышечной ткани. Нам удалось показать, что хронаксия мышцы, как кураризованной, так и некураризованной, резко падает под влиянием раздражения симпатического нерва. И это может служить несомненно подтверждением мысли Лапика, что нарушенная передача возбуждения с нерва на мышцу при курарИзации есть результат расхождения мышечной и нервной хронаксии и, с другой стороны, моего мнения, что действительно происходят изменения в самой поперечнополосатой мускулатуре, а это является причиной лучшего перехода возбуждения с нерва на мышцу.

Исходя из этих наших начальных данных, я перенес несколько лет тому назад свое внимание на органы чувств, на те добавочные нервные волокна, которые описаны гистологами в рецепторных аппаратах и известны под названием «тимофеевские волокна». Я высказал предположение, что, может быть, эти добавочные волокна тоже принадлежат симпатической нервной системе и, может быть, играют известную роль в регуляции возбудимости рецепторных приборов и обеспечивают нам, хотя бы частично, те явления, которые известны под названием «адаптация».

Благодаря любезному содействию проф. В. Ф. Мартынова и его сотрудницы д-ра Е. Т. Юрьевой нам удалось организовать совместную работу. Нами в физиологической лаборатории были оперированы животные, а в гистологической лаборатории проф. Мартынова было выполнено исследование. Исследование это привело к утверждению, что, действительно,

путем опытов с дегенерацией можно доказать, что вторая, акцессорная, иннервация органов чувств есть иннервация симпатическая.

Параллельные физиологические опыты дали целый ряд указаний, что в рецепторных аппаратах как под влиянием раздражения, так и под влиянием выключения симпатической нервной системы наступают резкие изменения функциональных свойств. Эти данные были получены в отношении лягушки д-ром А. В. Тонких, а в отношении млекопитающих — д-ром К. И. Кунстман. Эти основные данные привели нас к заключению, что, действительно, со стороны симпатикуса осуществляется регуляция деятельности рецепторов.

Но в работе А. В. Тонких выступил еще один, для нас неожиданный, но в высшей степени важный факт: обнаружилось, что влияние симпатикуса не ограничивается периферией, а распространяется и на центральную нервную систему. Именно, одностороннее раздражение симпатической нервной системы в условиях, исключающих возможность передачи влияний на противоположную сторону, обнаружило двухстороннее влияние на рефлекторный акт. Время рефлекса, измерявшееся по Тюрку, было в подавляющем большинстве опытов равно измененным на обеих сторонах тела. Из этого пришлось сделать вывод, что симпатикус оказывает влияние на функциональные свойства общей части рефлекторных дуг, т. е. на спинной мозг. Притом контрольные опыты, произведенные на обескровленных животных, заставили нас утверждать, что речь идет не о косвенных влияниях через посредство изменения кровоснабжения, а о прямых влияниях на центральную нервную систему.

Дальнейшие шаги в анализе этих явлений были продиктованы уже целым рядом вновь возникших желаний. Некоторыми критиками как за границей, так, в особенности, у нас (в частности профессором Тифлисского университета И. С. Беритовым) были высказаны сомнения относительно правильности наших данных. Для лиц, которые не привыкли свободно смотреть на фактические данные и не привыкли верить фактам больше, чем своим теоретическим соображениям, казалось, что такие явления совершенно немыслимы. И на основе теории немыслимости этих явлений был построен ряд критических работ, утверждающих, что все наши данные являются результатом грубой физической ошибки, именно — вмешательства физических петель тока, которые создают некоторые эффекты, вводя нас в заблуждение.

Отчасти эти критические замечания, отчасти желание глубже проникнуть в анализ полученных явлений привели нас к попыткам испытать влияние симпатической нервной системы на различные возбудимые ткани соматического аппарата не в условиях электрического раздражения периферических симпатических стволов, а при условиях рефлекторного или химического раздражения центральной нервной системы. И, таким образом, с одной стороны, мы могли получить ответ на вопрос, в какой мере установленная нами периферическая регуляция функциональных свойств через симпатикус осуществляется из спинномозговых симпатических очагов центральной нервной системы, и, с другой стороны, окончательно отвести возражения относительно петель тока, вмешательство которых, впрочем, нами всегда учитывалось и устранялось.

И в этом отношении нами получены следующие основные данные. Сначала д-ру Гинецинскому удалось показать, что если перерезать у лягушки на одной стороне двигательного нерва и таким образом изъять всю мускулатуру из-под двигательных влияний спинного мозга, оставив связь со спинным мозгом только за счет симпатических нервных волокон, и затем разобщить конечность с туловищем путем перерезки всех реши-

тельно тканей (за исключением седалищного нерва), то у стрихнизированной лягушки при судорожных приступах наступают резкие изменения в работоспособности мышц. Таким образом, работой д-ра Гинецинского было показано, что периферическая регуляция перехода возбуждения с нерва на мышцу осуществляется путем центральных влияний, идущих по симпатическим нервам.

Вслед за этим д-р Тонких перешла к сопоставлению своих опытов относительно влияния симпатикуса на спинной мозг с классическим опытом И. М. Сеченова. Я должен напомнить, что еще в 1863 г. И. М. Сеченов показал, что измеряемое по Тюрку время рефлекса, т. е. тот промежуток времени, который протекает от момента погружения задних конечностей лягушки в кислоту и до момента вытаскивания их оттуда, представляет у лягушки без больших полушарий очень постоянную и стойкую величину. Но если производить химическое раздражение области мозговых чертогов при помощи кристалла поваренной соли, то это раздражение сопровождается резким торможением спинномозгового рефлекса. Время рефлекса вырастает от 6—8 до 100—120 сек.

Это сеченовское торможение сыграло громадную роль в истории развития физиологии нервной системы, потому что тут впервые Сеченовым было показано, что спинномозговые рефлексы могут тормозиться под влиянием импульсов из других частей центральной нервной системы. Сеченов сначала встал на точку зрения признания специальных тормозящих центров в thalami optici, но впоследствии отказался от этого, так как обнаружился ряд фактов, которые говорили о наличии взаимного торможения рефлексов и в других отделах центральной нервной системы. Отсюда возникло учение об интрацентральном торможении, которое легло в основу учения Шеррингтона о механизме координации спинномозговых рефлексов и учения Павлова об условных рефлексах. Вся высшая ассоциативная деятельность нашей центральной нервной системы основана на постоянном взаимодействии возбуждения с интрацентральным торможением.

Теперь благодаря исследованиям нашей лаборатории приходится сделать еще одно новое добавление. Оказывается, что сеченовское торможение, которое легло в основу учения об интрацентральном торможении, не является само интрацентральным торможением, а представляет собой совершенно особый случай влияния высших нервных центров, а именно таламических, на спинной мозг — через посредство симпатической нервной системы. А. В. Тонких удалось показать, что перерезка всех rami communicantes симпатической нервной системы ведет к выпадению тормозного влияния таламических центров, несмотря на полную сохранность спинномозговой оси.

Наши данные встретили возражение со стороны Беритова, который утверждает, что эти факты не могут быть верны, потому что сеченовское торможение есть бесспорно интрацентральное торможение, есть частный случай торможения антагонистических мышц, установленного опытами Шеррингтона.

Расхождение в результатах моих учеников и учеников Беритова основано на том, что Беритов изучал не сеченовское торможение, а особый случай, который им был осуществлен вопреки указаниям самого Сеченова. Сеченов говорит о торможении, которое возникает при локальном раздражении таламической области в течение 1 мин. А Беритов изучал явление, которое выступает после длительного раздражения в 7,8 или 9 мин., таламической области поваренной солью, когда раздражение охватывает чуть не весь спинномозговой ствол. Эта разница в условиях поста-

новки опыта и явилась причиной недоразумения, которое в ближайшее время, вероятно, будет разъяснено.

Толкование Беритова, что в данном случае речь идет не о влиянии через симпатическую нервную систему, а о внутрицентральных торможениях толкнуло меня в сторону выяснения, что же представляет собой в действительности раздражение этой таламической области поваренной солью, как оно осуществлялось впервые Сеченовым: есть ли сеченовское торможение результат раздражения высших симпатических центров или случай реципрокной иннервации антагонистических мышц?

Опыты д-ра Тонких, повторенные теми методами вызова и регистрации рефлексов, которые применяли ученики Беритова, подтвердили наши первоначальные утверждения и указывают, что ни о каком реципрокном торможении не приходится говорить, так как и флексорные, и разгибающие мышцы в равной мере тормозятся со стороны таламической области, и это торможение в равной мере исчезает, если перерезаны симпатические нервные волокна, — разумеется, если речь идет о первом, начальном эффекте раздражения именно таламической области.

Я предложил дальше ряду своих сотрудников, работающих над различными сторонами вегетативной нервной системы, применить ту форму раздражения, которая была предложена Сеченовым — одноминутное раздражение таламуса поваренной солью, и посмотреть, какие из симпатических эффектов могут быть при этом обнаружены. И теперь я могу сообщить о результатах этих опытов.

Д-ру Г. В. Гершуни удалось показать, что если у лягушки на одной стороне перерезать все нервы, идущие к задней конечности — двигательные, чувствительные и симпатические, а на другой стороне перерезать двигательные и чувствительные и оставить конечность в связи с центральной нервной системой только за счет симпатических, децеребрировать животное по передней границе thalamus opticus, обескровить животное и затем перерезать на обеих сторонах все ткани бедра (за исключением седалищного нерва), то работа конечностей протекает совершенно благополучно при искусственном раздражении периферических нервов. А наложение кристалла поваренной соли на область таламуса вызывает резкие изменения в передаче возбуждения с нерва на мышцу на стороне, где сохранена симпатическая иннервация: получается отчетливое повышение работоспособности утомленной мышцы. Таким образом, нам удалось показать благодаря работе д-ра Гершуни, что со стороны таламуса идут через симпатикус влияния на поперечнополосатую мускулатуру, которые дают те самые эффекты, что и периферическое и спинномозговое раздражения симпатикуса.

А в последнее время д-р Ф. Д. Василенко показал, что сеченовское раздражение зрительных чертогов сопровождается резким учащением и усилением сердечной деятельности совсем как при раздражении симпатических нервных волокон сердца.

Таким образом, нам удалось заметить, что, с одной стороны, перерезка симпатикуса выключает сеченовское торможение, с другой стороны, при сеченовском опыте имеет место ряд эффектов, свойственных симпатической нервной системе. Все это заставляет нас думать, что наша точка зрения правильна.

Теперь еще одно очень важное явление, которое установлено д-ром В. В. Стрельцовым. При изучении влияния симпатической нервной системы на поперечнополосатые мышцы нам пришлось обратиться к вопросу о влиянии симпатикуса на трупное окоченение. Вопрос был затронут еще до нас, но д-ру Стрельцову впервые в совершенно отчетливой

и бесспорной форме удалось показать, что раздражение симпатикуса у свежеубитого животного или непосредственно перед смертью ведет к резкому ускорению трупного окоченения на этой стороне. И если обе конечности освобождены от влияния центральной нервной системы через двигательные нервы и на одной стороне, кроме того, иссечен симпатикус, а на другой стороне сохранен, то можно вызвать очень резкое различие в скорости наступления трупного окоченения. Где центральная нервная система через посредство симпатикуса может влиять на мышцы — окоченение наступает скорее, особенно если созданы условия для раздражения центральной нервной системы.

Для нас в этом отношении интересны те опыты, в которых д-р Стрельцов у лягушки с односторонней и чисто симпатической иннервацией задней конечности производил раздражение thalamus opticus поваренной солью по способу Сеченова. Это одноминутное раздражение ведет к укорочению времени трупного окоченения на несколько часов (на 4—5 час. опережая трупное окоченение симпатикотомированной конечности).

Но при этом д-ру Стрельцову дальше удалось зайти еще в новую область. Ему удалось показать, что таламическая область центральной нервной системы, т. е. тот отдел центральной нервной системы, который как на основании опытов других исследователей (Карплюса и Крейдля, Кеннона, Орбели и Тонких) с теплокровными, так и на основании наших опытов с лягушками должен быть признан за высший симпатический центр, — сама находится под контролем симпатических нервных волокон. Обнаружилось, что раздражение пучка симпатических нервных волокон, которые идут от шейного узла к голове, создает условия возбуждения таламуса и может оказать через противоположный симпатический ствол влияние на скорость окоченения противоположной конечности.

Если упомянуть далее работу д-ра А. Н. Крестовникова, которая показала влияние шейного симпатического нерва на дыхательный центр, и работу д-ра Э. А. Асратяна, что высшая нервная деятельность (условные рефлексы) тоже в значительной мере регулируется влиянием симпатической нервной системы и что собака, лишенная верхних шейных узлов, представляет собой животное с резко измененными функциональными свойствами корковых центров, то не остается ни одного отдела центральной нервной системы, который не стоял бы под влиянием симпатической нервной системы.

И мы получаем полное право утверждать, что симпатическая нервная система, будучи подчинена центральной нервной системе (и именно таламусу и спинному мозгу), в свою очередь посылает обратно волокна, которые иннервируют все отделы центральной нервной системы и создают те нормальные условия функционирования, которые обеспечивают центральной нервной системе ее нормальную функциональную подвижность. Без этих влияний центральная нервная система является индифферентной, косной и во многих отношениях дефектной.



ОБЗОР УЧЕНИЯ О СИМПАТИЧЕСКОЙ ИННЕРВАЦИИ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ, ОРГАНОВ ЧУВСТВ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

При изучении деятельности двигательного аппарата позвоночных и человека до последнего времени принято считаться только с теми образованиями, которые непосредственно участвуют в осуществлении двигательных актов: с рецепторами, с центростремительными и центробежными двигательными нервами, с более или менее обширными и сложными отделами центрального нервного аппарата, с периферическим мышечным прибором. Моей задачей является предъявление вам материала, свидетельствующего о том, что такое изучение в настоящее время не может считаться полным, что весь упомянутый выше двигательный аппарат стоит под регулирующим влиянием симпатической системы, которая может вмешиваться в работу двигательного прибора во всех его отделах под влиянием раздражений, падающих на организм из внешнего мира или возникающих в нем самом.

Материал, на котором я остановлюсь в этом докладе, представляет собой результат одиннадцатилетних исследований, произведенных мною и моими сотрудниками. Я ограничиваюсь изложением только нашего материала, потому что тесные рамки доклада не позволяют мне представить даже эти данные с достаточной полнотой и ясностью. Кроме того, это нужно в интересах большей целостности и стройности развития основной идеи. Из этого, конечно, не следует, что я недостаточно оцениваю значение работ, выполненных другими авторами в других лабораториях.

Систематическое изучение вопроса о симпатической иннервации скелетной мускулатуры началось в 1911 г., после того как голландский анатом Букке описал тонкие акцессорные нервные волокна симпатического происхождения, гиполеммально заканчивающиеся в поперечнополосатых мышечных волокнах своеобразными нежными концевыми пластинками. Работы Букке вызвали большой ряд проверочных исследований, которые привели к противоречивым результатам: часть авторов полностью подтверждает данные и толкование Букке, другая — полностью опровергает и то и другое, третья — считает нужным внести поправки либо в фактическую сторону, либо в толкование. С морфологической стороны вопрос в данный момент является крайне запутанным. Не меньше споров возникло в литературе физиологической, но тут, как мне кажется имеется налицо настолько убедительный материал о влиянии симпатической системы на поперечнополосатые мышцы, что гисто-

---

[1] Доложено в Ленинградском обществе физиологов им. И. М. Сеченова в апреле 1932 г. Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 1—2, 1932, стр. 1. (*Ред.*).

логам пришлось бы заняться отысканием симпатической иннервации этих мышц, даже если бы и не было указаний Букке.

Физиологические исследования по данному вопросу могут быть разделены на две большие группы. Одна, охватывающая работы большинства европейских авторов, возникла в результате стремления найти физиологическое значение описанных Букке акцессорных волокон, другая, охватывающая работы мои и моих сотрудников, была продиктована определенными чисто физиологическими и биологическими соображениями и возникла в то время, когда я (к стыду своему должен в этом признаться) не знал о работах Букке и вызванных ими физиологических изысканиях. Но, быть может, именно это обстоятельство и помогло мне сохранить особую точку зрения и стать на путь, оказавшийся, по-видимому, более благодарным.

Работы европейских авторов, начиная с работы де Бура в 1913 г., базировались на гипотезе о полной раздельности двух форм мышечной деятельности — быстрой (одиночные и тетанические сокращения) и медленной (тонической). Для них признавались два раздельных анатомических субстрата: фибриллярный аппарат и саркоплазма по первоначальной гипотезе Ботацци, два различных типа волокон по более позднему варианту Кульчицкого и Гентера. Двум анатомическим субстратам и двум формам деятельности должна была соответствовать и раздельная иннервация — или соматическая, или симпатическая. Симпатической было приписано свойство обусловливать мышечный тонус (де Бур) или по меньшей мере некоторые его формы (пластический тонус по Гентеру). Эта гипотеза требовала для своего подтверждения полного выпадения тонуса при перерезке и получения тонических сокращений при раздражении симпатических волокон. Ни то, ни другое не имеет места.

Мои исследования были вызваны следующими соображениями. Во-первых, допущение симпатической иннервации скелетных мышц давало возможность примирить противоречия по вопросу о механизме повышенного теплообразования при тепловом уколе. Уже давно было показано, что укол, проходящий через полосатое тело или таламус в серый бугор, сопровождается повышением температуры, в основе которого лежит в первую очередь повышение теплопроизводства. В этом пункте никакого расхождения мнений не существует. Разногласия касались вопроса о том, где именно получается повышенное образование тепла — в мышцах или в железах брюшной полости? В попытках решить этот вопрос был выполнен целый ряд исследований, которые привели авторов к противоречивым заключениям. В то время как одни утверждали, что повышенное теплообразование при тепловом уколе происходит в железах брюшной полости, другие утверждали, что это повышение происходит за счет теплообразования в мышцах. И те, и другие приводили очень убедительные фактические данные, против которых нельзя было возразить ничего существенного. Эти две группы данных привели меня к заключению, что противоречие основано на том, что упущена из виду симпатическая нервная система.

Именно, та группа авторов, которая отводила первенствующее место в повышенном теплообразовании железам брюшной полости, исходила, во-первых, из того факта, что повышение температуры происходит и при умеренной курариризации, когда импульсы с двигательных нервов на скелетные мышцы не передаются, и затем из другого факта, что при перерезке спинного мозга на уровне 8-го шейного сегмента (т. е. когда речь идет о выключении симпатической нервной системы из-под влияния головного мозга) тепловой укол становится недействительным.

Если бы допустить, что симпатическая нервная система посылает волокна и к поперечнополосатым мышцам и что по этим волокнам могут идти определенные не двигательные импульсы к мускулатуре, то можно было бы рассматривать повышенное теплообразование как результат симпатического влияния.

Вторая группа фактов, толкавших меня на путь исследования симпатической иннервации скелетных мышц, относилась к хорошо известному и хорошо изученному вопросу об иннервации гладкой и сердечной мускулатуры. Можно категорически сказать, что во всех без исключения случаях эти представители мышечной ткани являются образованиями, работающими автоматически, т. е. под влиянием местных химических агентов, агентов окружающей среды. В то же время эти представители мышечной ткани имеют сложный иннервационный аппарат, обычно представленный двумя антагонистическими нервами, которые резко влияют на функциональное состояние гладкой и сердечной мускулатуры и могут делать эту мускулатуру более или менее отзывчивой на раздражения, падающие из окружающей среды, более или менее работоспособной, работающей в более или менее частом ритме и т. д. Словом, имеется антагонистический регуляторный прибор, действие которого сводится к изменению освновных функциональных свойств мышцы.

Таким образом, во всех представителях мышечной ткани, которые с эволюционной точки зрения должны рассматриваться как стоящие на более раннем этапе развития, как более примитивные формы мышечной ткани, мы находим такой специальный регулирующий прибор, который изменяет функциональные свойства мышечной ткани, изменяет ее отношение к агентам местной среды (химическим и механическим). Было естественно представить себе, что в сущности такой иннервационный регулирующий прибор может иметь место и в случае поперечнополосатых мышц, являющихся в настоящее время высшим представителем мышечной ткани, наиболее совершенным, наиболее подвинувшимся вперед в процессе эволюции.

В сущности коренной переворот, коренной перелом в деятельности поперечнополосатой мышечной ткани заключается в том, что взамен местно действующих раздражителей, ведущих к автоматической деятельности, мы находим специальный иннервационный прибор в форме двигательных нервов. Тут мы находим освобождение от постоянного влияния окружающей среды, находим освобождение от необходимости непрерывной постоянной работы и встречаем крайне уточненную деятельность под влиянием специального иннервационного прибора, связанного с центральным нервным аппаратом. Следовательно, эта надстройка нового иннервационного прибора («функционального» по терминологии И. П. Павлова) и представляет собой новизну. Этот, специально выработавшийся, новый иннервационный аппарат ликвидирует старые формы деятельности. Однако нет основания думать, что это должно обязательно сопровождаться и ликвидацией тех регулирующих иннервационных аппаратов, которые мы встречаем в примитивных формах. Следовательно, естественным является предположение: не существует ли наряду с иннервацией функциональной, двигательной, вторая добавочная иннервация, которая является остатком, отголоском той иннервации, которая единственно только и известна нам в отношении гладкой и сердечной мускулатуры.

Вот таков был ход моей мысли. Эти мои соображения подтверждались тем обстоятельством, что в сущности поперечнополосатая мышца действительно может и должна рассматриваться не изолированно, не как нечто

совершенно особое, а как одна из мышечных тканей, правда высокоразвившаяся. В целом ряде своих свойств поперечнополосатые мышцы в значительной степени обнаруживают аналогию с мускулатурой гладкой и с мускулатурой сердечной.

Еще более утвердилась моя мысль в этом предположении в связи с тем учением о трофической иннервации, которое незадолго до моих работ было развито у нас здесь, в Ленинграде, И. П. Павловым. В 1920 г. Иван Петрович на заседании, посвященном проф. А. А. Нечаеву, сделал чрезвычайно интересный доклад о трофической иннервации, в котором сформулировал свою точку зрения на трофику и высказал предположение, что всякая ткань, всякий орган должен иметь наряду с функциональным прибором, вызывающим его к деятельности, и трофическую иннервацию. Под трофикой он подразумевал не то, что обычно принято называть этим словом в медицине при явлениях, которые сопровождаются какими-нибудь грубыми дефектами в ткани, грубыми нарушениями питания этой ткани и т. д. Иван Петрович подразумевал под этим тончайшее регулирующее влияние на химизм тканей, на обмен между тканями и окружающей средой и уточнение взаимоотношений между тканью и средой. Как пример он брал как раз иннервационный аппарат сердца, в отношении которого он в сущности не имел никаких фактических данных для признания там трофического влияния: он имел дело с аппаратом, который регулирует функциональные свойства. Между тем эти данные о характере влияния сердечных нервов были обнаружены еще в 1886 г. И. П. Павловым и одновременно с ним Гаскеллом в Англии. Оба они обнаружили своеобразное влияние нервов на сердечную мускулатуру, которое выражалось в изменении проводимости, сократимости, возбудимости и т. д. Из этого Павлов (1920) сделал заключение о существовании трофических нервов. Как Павлов, так и Гаскелл в том же 1920 г. пришли к выводу, что речь идет о трофических нервах. Этот тип иннервации был признан существующим и в гладкой мускулатуре. В настоящее время большинство авторов держится того мнения, что так называемые двигательные и тормозные нервы гладкой мускулатуры есть нервы, которые замедляют и учащают, усиливают и ослабляют автоматическую деятельность гладких мышц, будь то ритмика или тонус.

Учение И. П. Павлова было для меня одним из подкрепляющих и подбадривающих учений для того, чтобы приступить к исследованию назревавшего у меня вопроса. Мы приступили к фактическому исследованию вопроса в 1921 г., и ряд работ, выполненных за этот промежуток времени (с 1921 по 1932 гг.), заставляет меня утверждать, что принятая гипотеза и принятый исходный путь оказались правильными. Мы в настоящее время имеем следующие фактические данные.

Первое мое предположение, что теплообразование в организме при тепловом уколе (укол в tuber cinereum) повышается за счет симпатического влияния на поперечнополосатую мускулатуру, было проверено мною совместно с д-ром А. В. Тонких. Мы на большом числе животных выполнили при очень больших затруднениях операцию почти полной экстирпации всей симпатической нервной системы. У кошек иссекались gg. stellata, вся шейная часть симпатикуса и вся брюшная симпатическая цепочка и перерезались nn. splanchnici. Таким образом, бóльшая часть организма или, вернее, весь организм, за исключением легких и небольшого пояса туловища, освобождался от влияния симпатической нервной системы. При этих условиях тепловой укол оказывался недействительным. Следовательно, можно категорически утверждать, что повышение температуры при тепловом уколе осуществляется за счет симпатической

нервной системы. В настоящее время имеется большой ряд работ, выполненных в Германии, которые приводят к такому же заключению.

Наши исследования идут дальше и позволяют нам утверждать, что это симпатическое повышение теплообразования происходит именно в поперечнополосатой мышечной ткани, хотя, конечно, наряду с этим оно имеет место, вероятно, и в железах брюшной полости. Это заключение мы делаем на основании опытов, в которых перерезались брюшные симпатические пути, иннервирующие внутренние органы (nn. splanchnici). В этих случаях мы получали полную сохранность повышения обмена. Если брюшные органы совершенно освобождены от симпатического влияния, а тепловой укол все-таки сохраняет способность вызвать повышение теплопроизводства, то трудно себе представить, чтобы это происходило где-нибудь, кроме поперечнополосатых мышц.

По второму предположению, по гипотезе о влиянии симпатикуса на функциональные свойства поперечнополосатых мышц нам удалось собрать следующие фактические данные. Прежде всего наше внимание устремилось на то, чтобы в совершенно конкретной форме получить влияние симпатикуса на деятельность мышц. Вся постановка опытов, намеченных мною, с самого начала была рассчитана не на то, чтобы видеть какие-нибудь эффекты симпатикуса в смысле вызова тонических или каких-либо других сокращений, а на то, чтобы обнаружить влияние симпатикуса на ход мышечных сокращений или на ход мышечного возбуждения, вызванного с двигательного нерва. В этом коренное отличие всей постановки наших работ от работ, выполнявшихся до этого в заграничных лабораториях.

Именно, те авторы, руководясь гипотезой Моссо и де Бура о том, что симпатикус есть нерв, обусловливающий мышечный тонус, или вели опыты с перерезкой симпатических волокон, идущих к скелетным мышцам, и старались обнаружить изменение тонуса, или производили раздражение симпатических стволов в расчете получить тонические сокращения мышц.

Мы от того и другого отказались и на эту дорогу не становились, потому что вся установка наша была на то, что симпатические волокна должны вызвать в мышцах изменения, которые выявятся изменением функциональных свойств. Это не значит, что тут должны быть видимые сокращения. Надо сказать,что исследования той группы авторов, которые стояли на гипотезе де Бура, дали сбивчивые противоречивые результаты. При перерезке симпатикуса получали иногда изменения тонуса, иногда очень резкие, иногда очень слабые, иногда совсем не получали изменений тонуса, иногда получали переменную картину: у одного и того же животного тонус оказывался то измененным, то неизмененным. В этих явлениях совершенно запутались и не могли разобраться. Что касается опытов с раздражением, то никому никогда не удалось получить тонических сокращений. Между тем, конечно, понятно, что если мы хотим считать тонус исключительно за результат симпатического влияния, то мы должны иметь тонические сокращения при раздражении симпатикуса и полное выпадение тонуса при его перерезке.

Наша постановка опытов была совершенно иной. Во-первых, мы на первое время отказались от перерезки нервов, исходя из тех соображений, что во многих своих частях и в отношении влияния на целый ряд органов симпатикус оказывается мало тонизированным нервом и симпатическая система не посылает постоянных непрерывных импульсов на периферию, а вовлекается в деятельность только ex tempore, в определенные моменты, под влиянием определенных раздражений. В случае

сердца, которое нам служило руководящей нитью, мы при выключении симпатических путей (например, при экстирпации шейных узлов — g. stellatum и g. cervicale infer.) не получаем изменений сердечной деятельности в отличие от перерезки вагуса, которая сопровождается учащением сердечной деятельности. Сразу можно было думать, что выключение симпатикуса может не дать каких-нибудь отчетливых изменений деятельности мышц.

Мы обратились к опытам с раздражением, изучали влияние его на ход мышечных сокращений. Весь расчет был основан на том, чтобы вызвать деятельность мышцы с двигательного нерва и наблюдать за изменениями, которые произойдут, если мы прибавим раздражение симпатического нерва так, как это имеет место в случае сердечных нервов, когда мы раздражаем симпатикус и оказываем влияние на автоматическую деятельность сердца.

Данные, которые нами до настоящего времени получены, сводятся к следующим основным фактам. А. Г. Гинецинскому удалось показать, что если мы присоединяем раздражение симпатического нерва к ритмически действующим на двигательный нерв индукционным ударам, то картина утомления мышцы резко меняется. Мышца, уже достигшая известной степени утомления, дающая пониженные, ослабленные сокращения и известную степень контрактуры, начинает после некоторого латентного периода вновь проделывать более сильные сокращения. Картина развивается постепенно, с некоторым латентным периодом и с очень продолжительным последействием. Если вы сравниваете кривую обычного утомления и кривую утомления, на фоне которого было присоединено раздражение симпатического нерва, вы видите на этой последней кривой волну, которая вполне аналогична волне повышения деятельности сердечной мышцы при раздражении симпатических волокон, усиливающих сокращения.

Вот первый основной факт. Этот факт давал возможность признать правильной нашу исходную гипотезу, потому что если утомленная мышца вновь начинает производить свои сокращения в усиленном виде, то это свидетельствует о том, что или улучшились условия передачи возбуждения с двигательного нерва на мышцу, или повысилась возбудимость нерва, или повысилась возбудимость мышцы, или повысились сократительные свойства мышцы. Иначе как изменением функциональных свойств периферического нервно-мышечного прибора объяснить это явление нельзя. Существенно важным является то, что эти первые факты были получены на изолированном нервно-мышечном препарате. Следовательно, исключалась возможность сосудодвигательного влияния и дело могло быть объяснено прямым влиянием симпатических волокон на периферический нервно-мышечный прибор.

Второе существенное обстоятельство — эффект получался после длинного скрытого периода, медленно развивался и сопровождался длительным последействием. Следовательно, не было никакого соответствия между периодом раздражения симпатического нерва и периодом обнаружения его эффекта. Этим исключается возможность истолкования результата как следствия физической ошибки в смысле забрасывания петель тока или униполярного действия.

Вслед за этой работой В. В. Стрельцову удалось показать, что если регулярно, через известные промежутки времени, измерять пороги возбуждения нервно-мышечного прибора при непрямом раздражении, то стойко держащиеся на определенном уровне или правильно меняющиеся пороги возбудимости претерпевают резкие отклонения в ту или иную сторону, если присоединяется раздражение симпатического нерва

(около 75% отклонений в положительную сторону — повышение возбудимости, другие случаи — в отрицательную сторону). И положительное, и отрицательное батмотропное влияние было обнаружено, таким образом, при раздражении одного и того же нервного пучка.

Вот, следовательно, первая картина влияния симпатикуса на функциональные свойства периферического нервно-мышечного прибора. Дальнейший анализ пошел сразу по целому ряду направлений. Во-первых, мы сразу же нашли (именно в ряде работ того же А. Г. Гинецинского, а потом Г. В. Гершуни), что влияние симпатикуса обнаруживается только при непрямом раздражении нервно-мышечного прибора. При прямом раздражении влияния симпатикуса нам до сих пор получить не удалось. Это уже говорило за то, что, очевидно, речь идет или о влиянии симпатикуса на функциональные свойства нерва, или, — что казалось более правдоподобным, — на условия перехода возбуждения с двигательного нерва на скелетную мускулатуру. Действительно, в первую очередь влияние выступало в чрезвычайно отчетливой форме на фоне утомления, которое, как известно, первым делом сказывается нарушенным переходом возбуждения с двигательного нерва на мышцы. Также и в работе Стрельцова с влиянием на пороги существенно важным оказалось, чтобы периферический нервно-мышечный прибор был приведен путем того или иного отравления в состояние некоторой гиподинамии, при которой мы имеем дело опять-таки с нарушенным переходом возбуждения с нерва на мышцу. Следовательно, естественно было сделать предположение, что действие симпатикуса именно сюда и направлено. Это предположение вполне подтвердилось в работе Стрельцова, который показал, что если отравить мышцу кураре и при помощи кураре вызвать так называемый паралич двигательных окончаний, т. е. прекратить передачу возбуждения с нерва на мышцу, то в первых ранних и легких стадиях курарного отравления симпатикус может это действие снять и передача возбуждения может быть на короткое время восстановлена.

Понять это явление можно было с разных точек зрения. Можно было встать на общепринятую точку зрения, согласно которой между веществом нервного волокна и веществом мышечной ткани включено еще третье образование, обозначаемое различно, в зависимости от того, как кто расценивает его, — рецептивная субстанция, концевая пластинка, соединительное звено и т. д. В этой переходной области должно произойти какое-то изменение. Естественнее всего предположить, что нервное вещество внедрено в массу мышечного материала. Можно просто дело представить таким образом, что определенные изменения (химические или физико-химические) в мышечном веществе делают невозможной передачу возбуждения с нерва на мышцу. Естественно было допустить, что симпатикус вызывает такие изменения, которые снова делают возможным переход возбуждения с нерва на мышцу. Можно было представить себе с самого начала, что дело идет о первичном влиянии на мышечную ткань, об изменении мышечной ткани, которое создает благоприятные условия для перехода. Можно встать на точку зрения Лапика, который считает, что, кроме нерва и мышцы, ничего не существует и, следовательно, о чем-то третьем говорить не приходится и что переход возбуждения определяется изохронией нерва и мышцы. В этом случае нужно было искать изменения хронаксии нерва или мышцы.

Дальнейшие исследования показали нам, что под влиянием симпатикуса действительно разыгрывается ряд существенных сдвигов в поперечнополосатых мышечных волокнах. В работе, выполненной сначала Е. М. Крепсом и В. В. Стрельцовым по методу электрометрического

титрования, а затем Е. М. Крепсом, В. Н. Борсук, В. В. Стрельцовым и Н. И. Михельсон, с помощью прямого определения молочной кислоты, сахара и фосфорных фракций в мышце, обнаружилось, что и раздражение симпатикуса, и выключение его сопровождается резким нарушением хода основных химических процессов в мышце. Не то, чтобы реакция принимала новый характер — этого они никогда не видели, но те процессы, которые разыгрываются в мышце обычно, протекают количественно измененными. Были основания предположить, что и самый ход реакции претерпевает изменение скорости и наблюдаются изменения проницаемости мышечной оболочки, в результате чего меняется скорость выхода отдельных составных частей мышечного вещества или продуктов распада его в окружающую мышечное волокно среду. Следовательно, прямыми опытами было обнаружено влияние симпатических волокон на течение химических процессов в мышце.

Раньше этого д-ром А. В. Лебединским было показано, что под влиянием раздражения симпатикуса происходят резкие сдвиги в отношении электропроводности мышечной ткани, причем оказывалось измененным и омическое сопротивление мышцы, и емкостное сопротивление. Эти данные свидетельствовали о существенно важных физико-химических сдвигах в мышечном веществе.

Наряду с этим Гинецинский показал, что влияние симпатикуса до известной степени должно касаться тех процессов, которые не носят окислительного характера, потому что усиление мышечных сокращений благополучно разыгрывалось при опытах с утомлением и в анаэробных условиях. Этим не исключалась возможность влияния и на окислительные процессы. И действительно, в моей личной работе, выполненной в лаборатории Крога, и в работе А. Н. Крестовникова обнаружено, что окислительные процессы в мышце претерпевают значительные сдвиги при раздражении симпатикуса. Необходимо отметить, что к такому выводу раньше нас пришел покойный Г. И. Степанов.

Мы накопили, таким образом, ряд фактов, которые позволили утверждать, что в мышечном веществе происходят большие химические и физико-химические изменения, и в значительной степени ими мы могли объяснить изменение функциональных свойств мышечной ткани и перехода возбуждения с нерва на мышцу.

К этому надо добавить, что в лаборатории Лапика супруги Лапик и я обнаружили при раздражении n. sympathicus резкое изменение хронаксии мышцы, как нормальной, так и кураризованной. Опять-таки это изменение хронаксии является указанием на то, что, действительно, изменения в самой мышечной ткани под влиянием симпатикуса происходят. Это, конечно, не обязывает меня во что бы то ни стало разделять точку зрения Лапика на то, что изменение хронаксии и определяет улучшенное проведение. Я не считаю для себя обязательным держаться лапиковской теории изохронии и этот факт изменения хронаксии считаю важным как для лапиковской теории, так и для других указанных выше гипотез.

Первая серия работ по вопросу о влиянии симпатикуса на поперечнополосатые мышцы была проделана с электрическим раздражением. Группа фактов, полученных в этой серии, нашла подтверждение в том ряде работ, где мы отказались от электрического раздражения симпатикуса и перешли к применению никотинового метода раздражения. Первая работа в этом направлении была сделана независимо от меня покойным Г. И. Степановым. Им были проведены ориентировочные опыты, а затем мы систематически пользовались этим приемом во всех дальнейших работах.

Еще более существенно то, что нам удалось показать, что те характерные изменения, которые мы наблюдаем под влиянием симпатикуса, могут быть вызваны и при центральном раздражении симпатикуса. В работе А. Г. Гинецинского центральное раздражение производилось в области спинного мозга, а в последующих работах Г. В. Гершуни центральное раздражение вызывалось либо рефлекторно путем раздражения отдаленных участков кожи, либо путем непосредственного раздражения таламической области мозга кристаллом каменной соли. Соматические нервы во всех случаях перерезались. И при этих условиях, при наличии целого неповрежденного симпатикуса, можно было обнаружить периферические эффекты, характерные для симпатического влияния на поперечнополосатые мышцы.

Эти факты должны, как мне кажется, убедить и тех лиц, которые не хотели и не хотят признать установленных нами данных и во что бы то ни стало хотят свести все наши результаты к техническим ошибкам и к неумению пользоваться электрическим раздражением, хотя я представил ряд оснований, по которым можно сказать, что этой ошибки у нас не было. Но когда речь идет о центральном раздражении таламической области кристаллом поваренной соли, то едва ли можно говорить о петлях тока.

Мы в настоящее время можем формулировать окончательные итоги этих работ следующим образом. Мы имеем все основания утверждать, что периферический нервно-мышечный прибор получает со стороны симпатической нервной системы такие влияния, которые выражаются в резком изменении общих функциональных свойств нервно-мышечного прибора, носят характер могущественных скоростных сдвигов в течении химических процессов и сопровождаются изменением физико-химического состояния мышечной ткани. Эти влияния могут быть вызваны как искусственным раздражением периферических симпатических волокон, так и центральным раздражением их путем воздействия на центральную нервную систему непосредственно или со стороны различных афферентных путей. Уже эта одна группа фактов заставляет нас признать, что в нашем организме наряду с обычной двигательной иннервацией и хорошо изученными рефлекторными дугами существуют другие рефлекторные дуги, существует другая иннервационная система, которая на деятельности мышечного аппарата может сказываться и сказывается при известных условиях. Мы не имеем права и не имеем оснований изучать влияние двигательной работы нашего организма без учета этих симпатических нервов, пока речь идет о целом организме. В организме, в условиях полного использования всех ресурсов, двигательные акты совершаются под влиянием моторной иннервации, но при обязательном участии симпатического импульса.

В той части моего доклада, которую я до сих пор представил вам, я совершенно не говорил о мышечном тонусе. Может получиться такое впечатление, точно вопрос о тонической иннервации и вопрос о той регуляторной иннервации, которую я выявил с моими сотрудниками, стоят в противоречии. Такое заключение было бы неправильным. Я представлю сегодня же ряд данных, которые свидетельствуют о том, что тоническая деятельность безусловно и в значительной степени зависит от симпатического влияния и что симпатикус в осуществлении мышечного тонуса играет очень существенную роль, но не в той форме, как ее признавал де Бур и его последователи, не в форме непосредственного вызова тонических сокращений и не в качестве единственного определяющего момента, а в форме воздействия на и без того существующий мышечный

тонус. Только если существует моторная иннервация или существуют какие-нибудь другие условия, вызывающие тоническое состояние мышечной ткани, симпатикус может оказать свое влияние в смысле повышения или понижения тонуса.

Я, следовательно, придерживаюсь очень точного разграничения двух понятий — тономоторности и тонотропности. Я подразумеваю под тономоторными влияниями те влияния, которые непосредственно вызывают длительные сокращения мышечной ткани и, таким образом, являются причиной мышечного тонуса, и отличаю от них тонотропные влияния, которые выражаются лишь тем, что создается благоприятный или неблагоприятный фон для возникновения тонуса.

Вся совокупность данных, которыми я располагаю, свидетельствует о том, что симпатикусу принадлежит в отношении поперечнополосатых мышц такое же тонотропное влияние, как в отношении сердечной мышцы, т. е. влияние на способность мышц развивать больший или меньший тонус, более или менее длительные и продолжительные сокращения под влиянием двигательных нервов или химических агентов. Но симпатикус без деятельности моторного нерва или местных химических агентов тонического сокращения не вызывает и тонуса создать не может.

Какие у нас основания утверждать, что симпатикусу принадлежит эта способность оказывать тонотропное влияние на мышцы и в чем это тонотропное влияние выражается?

Мы уже давно, с 70-х годов прошлого столетия, знаем ряд феноменов в высшей степени важных с точки зрения понимания физиологических процессов в мышечной ткани. Они заключаются в том, что если вы перерезаете моторный нерв, то через 5—6 дней после перерезки моторного нерва поперечнополосатая мышца впадает в совершенно новое состояние или, вернее, впадает в филогенетически более древнее состояние, характерное для примитивной мышечной ткани. Это примитивное состояние обнаруживается тем, что мышца начинает проявлять автоматизм, в виде фибрилляций, до известной степени она действует под влиянием местной среды. Под влиянием раздражения сосудо-расширяющих нервов возникают тонические сокращения мышц — длительные медленные сокращения, которых мы в нормальной мышце никогда не видим. Мало того, эта мышца обнаруживает способность отвечать тоническим сокращением на такие химические раздражители, как никотин и ацетилхолин. Надо сказать, что поперечнополосатые мышцы высших позвоночных млекопитающих не обладают в норме способностью сокращаться под влиянием ацетилхолина. Через пять дней после перерезки моторного нерва эта способность появляется. Чрезвычайно важно, что мы должны рассматривать это явление как возврат к филогенетически более древним формам мышечной ткани, потому что этой способностью в норме обладают мышцы амфибий, рептилий, птиц. У млекопитающих эту способность обнаруживают мышцы в течение всей эмбриональной жизни и, может быть, в первые дни внеутробной жизни. Мало того, как показали исследования последнего времени, могут попадаться одиночные мышцы (сюда относятся глазные мышцы), которые и у взрослых млекопитающих обнаруживают способность тонически сокращаться под влиянием ацетилхолина (Дюк-Эльдеры).

Появление этой способности у млекопитающих после перерезки моторного нерва идет рука об руку со способностью отвечать таким же тоническим сокращением на раздражение вазодилататорного нерва. Исследования последних лет заставляют признать, что вазодилататорный эффект обычно связан с тем обстоятельством, что при раздраже-

нии вазодилататорного нерва на периферии возникают вещества, подобные ацетилхолину.

Мои с сотрудниками исследования показали, что симпатикус может создать благоприятные условия для тономоторного эффекта сосудорасширителей. Впрыснете ли вы адреналин или произведете раздражение пучка симпатических волокон, идущих к денервированной мышце, — вы получаете укорочение скрытого периода, увеличение силы и длительности тономоторного эффекта. Никогда нам не удавалось видеть ни малейшего тономоторного эффекта денервированной мышцы под влиянием раздражения симпатикуса. Но если мы раздражаем симпатикус или даем адреналин, то после этого сосудорасширяющий нерв производит гораздо больший эффект, чем в нормальных условиях. Следовательно, мы вправе сказать, что симпатикус есть тонотропный нерв, что он создает условия, благоприятные для тонического ответа на тономоторные агенты.

Нам удалось еще параллельно с этим показать, что моторный нерв обладает отрицательным тонотропным действием. Если мы пробуем раздражать моторный нерв в первые дни после перерезки до наступления дегенерации или в ранних стадиях регенерации, то мы обнаруживаем явно тормозящее влияние на тономоторные эффекты. Сначала в работе с А. Г. Гинецинским мне удалось показать, что раздражение симпатикуса повышает, а раздражение двигательного (еще не переродившегося!) нерва понижает тономоторный эффект. В работе с С. И. Гальпериным мы проследили срок дегенерации и регенерации двигательного нерва и показали, что отрицательное тонотропное влияние держится при дегенерации дольше и возникает при регенерации раньше, чем моторный эффект.

Итак, всю картину нормальной иннервации поперечнополосатых мышц мы должны представлять следующим образом. Примитивная мышечная ткань реагирует на местную химическую среду, например на вещества, подобные ацетилхолину. Такими же свойствами, но только в ранних эмбриональных стадиях и на ранних ступенях развития животного царства обладают и поперечнополосатые мышцы. Эта способность отвечать на действие холиноподобных веществ пропадает под влиянием моторной иннервации. Именно, надстройка моторного нерва ведет к тому, что, с одной стороны, устраняется способность мышц отвечать на холиноподобные и аналогичные вещества, а с другой — ее сокращения ставятся под точный контроль центральной нервной системы. И в моторном нерве мы имеем проявление тормозящей деятельности. Но симпатикусу и на ранних, и на поздних стадиях развития принадлежит одна и та же роль — такое изменение функциональных свойств, которое дает возможность возникновению более сильных эффектов под влиянием старого или нового раздражающего агента.

Тогда понятно, что если мы будем разбирать вопрос о мышечном тонусе с точки зрения некоторых специальных патологических форм тонуса, которые связаны, например, с параличами двигательных нервов, с перерезкой их и уничтожением двигательной иннервации, мы должны получить определенное влияние симпатикуса на тонус, и мы можем ожидать благоприятного влияния экстирпации симпатических узлов на контрактуры, в силу того что выпадает тонотропный аппарат. Это не значит, что сам симпатикус вызывал контрактуру, но это значит, что он помогал тем агентам, которые были в организме и вызывали это состояние. В настоящее время имеется ряд наблюдений у нас в лаборатории (Н. Касумов), которые свидетельствуют о том, что если вы сравниваете симпатэктомированную сторону с контрольной, то после перерезки двигательных нервов поздние контрактуры развиваются на контрольной

стороне с целым симпатикусом раньше и гораздо резче, чем на стороне, потерявшей симпатическую иннервацию. Это указывает на роль симпатикуса в осуществлении мышечного тонуса. Это его тонотропное влияние.

Но было бы большой ошибкой думать, что можно вопрос о тонусе решить, оценивая только явления, протекающие в самой поперечнополосатой мышце. В осуществлении тонуса симпатической иннервации мышц принадлежит меньшая роль, чем симпатической же иннервации центральной нервной системы. Тонус, всякий тонус, за исключением патологических контрактур, есть та или иная форма рефлекторной деятельности. Следовательно, думать, что тонус можно понять, изучая только мышцы, явилось бы таким же заблуждением, как думать, что можно рабочий процесс изучать, изучая одни мышцы, без связи с центральным иннервационным аппаратом. В дальнейшем я представлю данные, говорящие о влиянии симпатикуса на органы чувств и на центральную нервную систему, данные, которые заставляют признать участие симпатикуса в тонической деятельности, именно с точки зрения влияния его на центральную нервную систему.

Данные, которые нам удалось собрать в отношении симпатической иннервации поперечнополосатой мускулатуры, хронологически распадаются на две группы явлений. В первую очередь мы обнаружили явления, которые свидетельствовали об изменении симпатическими волокнами функциональных свойств мышцы или, вернее, периферического двигательного прибора. Несколько позже, во вторую очередь, были получены данные, свидетельствующие о том, что параллельно с этими изменениями идут, а может быть и (и даже вероятно) обусловливают их определенные химические и физико-химические изменения в мышечной ткани.

Ввиду этого при оценке этих явлений я пользуюсь двумя терминами. Сначала я предложил обозначение, которым продолжаю и сейчас пользоваться: это — адаптационная нервная система. Все те виды нервных воздействий, которые ведут к изменению функциональных свойств двигательного прибора, я называю адаптационным влиянием. Нервную систему, которая эти изменения функциональных свойств вызывает, я обозначаю словами адаптационная нервная система. Вводя это название или, вернее, применяя это старое название к определенным нервным волокнам, я хотел подчеркнуть этим то, что совершенно независимо от других влияний были обнаружены изменения функциональных свойств.

Я считаю, что те фактические данные, на которых базировался И. П. Павлов в своем докладе в честь А. А. Нечаева в 1920 г., свидетельствовали об изменении функциональных свойств и говорили за то, что необходимо признать существование адаптационной нервной системы. И. П. Павлов совершил скачок и предвосхитил многое. Имея в руках только адаптационные явления (иннервация сердца), он сделал допущение, что в этом выражается трофическое влияние. В отношении сердечной мышцы и до настоящего времени, кроме предположения Павлова и параллельно с ним высказанного предположения Гаскелла о том, что это есть влияние трофическое, мы никаких прямых доказательств трофичности этого влияния не имеем. В наших опытах, где нам удалось получить существенно важные изменения физико-химического состояния, физических свойств и течения химических процессов в мышце, конечно, мы уже вправе говорить о трофических влияниях. Таким образом, наши данные являются подведением фактической базы под гипотезу Павлова о трофической иннервации.

В данный момент для меня важно то, что у меня были основания тот ряд влияний, который нами был обнаружен, обозначить словами «адап-

тационное влияние». Это невольно толкало на мысль, что, может быть, и та определенная форма адаптации, с которой нам постоянно приходится иметь дело в физиологии органов чувств, — резкое изменение порогов возбудимости наших рецепторных систем под действием адекватных раздражителей — тоже до известной степени обусловливается нервным влиянием и что, может быть, наряду с этой всем известной формой адаптации нужно допустить еще другие варианты адаптационных явлений, т. е. изменений функционального состояния рецепторной системы под воздействием различных раздражений, различных состояний организма.

И действительно, физиология органов чувств учит нас, что, независимо от действия на рецепторы раздражителей, существуют известные установки наших органов чувств на ту или иную степень возбудимости под влиянием целого ряда других факторов. Следовательно, я употребляю выражение «адаптация» не в том узком смысле, как это обычно принято в физиологии органов чувств, а в более распространенном понимании. Это обстоятельство толкнуло мою мысль на то, что, может быть, мы и в органах чувств можем обнаружить такое же влияние центробежных волокон на состояние рецепторной системы, на деятельность периферических органов чувств, какое мы обнаруживаем в мышцах, влияние, которое будет изменять функциональную способность и делать рецепторную систему более или менее отзывчивой к действующим извне раздражениям.

Для такого допущения у меня уже были определенные морфологические основания. Именно, уже давно гистологами (и в первую очередь нашим русским гистологом Д. А. Тимофеевым) были описаны акцессорные волокна в различного рода рецепторах. Если взять руководства или специальные работы по гистологии, то в очень многих случаях, почти в большинстве рецепторных приборов мы видим на рисунке изображение толстых мякотных волокон, которые внедряются в рецептор и являются несомненно проводящими афферентными волокнами, и наряду с этим извивающееся тонкое волокно, добавочное, которое тоже близко подходит к рецептору, во многих случаях внедряется так или иначе в этот же рецептор и не всегда ясно изученным способом заканчивается внутри этого рецептора или около него. С другой стороны, давно обращено внимание на то, что при перерезках нервов во многих случаях удается в самих чувствительных нервах наряду с центростремительными волокнами обнаружить центробежные волокна.

Сопоставление того обстоятельства, что, с одной стороны, описанные волокна несомненно имеются в подавляющем большинстве рецепторов, что, с другой стороны, имеются указания на наличие во многих афферентных нервах центробежных волокон, что обычно принято все эти центробежные нервы органов чувств относить главным образом к сосудодвигательной системе, что наряду с этим есть указания на существование между двумя сетчатками определенного взаимодействия, которое едва ли можно оценивать просто как сосудодвигательный эффект, привело меня к предположению, что, может быть, так называемые тимофеевские волокна представляют собой тоже волокна симпатической системы и тоже осуществляют адаптационное влияние в отношении рецепторов — адаптационное в распространительном понимании этого слова. Исходя из этой гипотезы, я предпринял с группой сотрудников ряд исследований, и эти исследования привели нас к очень важным и очень существенным выводам.

В отношении гистологической стороны дела я обратился к помощи и вступил в союз с профессором гистологии В. Ф. Мартыновым в Медицин-

ском институте. Под нашим совместным руководством сотрудницей проф. Мартынова д-ром Е. Т. Юрьевой была выполнена работа, которая должна была выяснить, есть ли основание считать тимофеевские волокна за волокна симпатические.

Эта работа была проведена пока в отношении одной группы рецепторов, именно рецепторов слизистой оболочки языка. У двух собак я иссек верхний шейный симпатический узел на одной стороне в расчете вызвать таким образом перерождение периферических симпатических волокон. У двух других собак я перерезал также на одной стороне n. lingualis, чувствительный нерв языка, в расчете вызвать перерождение чувствительных волокон, идущих к рецепторам соответствующей области языка. Затем эти собаки после определенного периода времени (около 14 дней) были убиты и слизистые оболочки их языков были взяты для исследования. При этом у каждой собаки брался обязательно кусочек слизистой оболочки с симметричных участков обеих половин языка — оперированной и контрольной.

В результате д-р Юрьева, под контролем проф. Мартынова, обнаружила на контрольной стороне у всех четырех животных полную отчетливую окраску обоих типов волокон — и основных и акцессорных. На оперированной же стороне у собак, перенесших экстирпацию верхнего шейного узла, оказались налицо только толстые основные волокна и не было никакого следа акцессорных тимофеевских волокон. У собак же с перерезанным n. lingualis, наоборот, имелись налицо только тонкие акцессорные волокна при полном отсутствии толстых основных волокон. Эта работа дала нам возможность сказать, что если не во всех рецепторах, то в некоторых имеется симпатическая иннервация и что по крайней мере в некоторых рецепторных приборах тимофеевские волокна и есть симпатические волокна. После этой работы можно было с бо́льшим основанием приступить к физиологическим исследованиям.

Однако, не дожидаясь результатов этого гистологического исследования, мы начали исследования физиологические и сначала вступили на такой путь, который впоследствии оказался не совсем правильно рассчитанным, но очень выгодным по результатам. У меня была мысль путем перерезки симпатических волокон для одной половины тела создать асимметрию в состоянии рецепторных аппаратов и поймать эту асимметрию либо путем определения порогов возбудимости, либо путем определения скоростей рефлексов. Конечно, если бы быть с самого начала очень строгим, нужно было сразу обратиться к определению порогов возбудимости. Но мы, по техническим причинам, нашли более удобным, более легким начать с определения скорости рефлекторной реакции.

Первые работы в этом направлении были произведены А. В. Тонких на лягушках. Она пользовалась тюрковским методом измерения времени рефлекса и установила прежде всего, что в ее руках, в ее обстановке спинальные лягушки дают совершенно параллельную картину изменения времени рефлекса на обеих сторонах, между правой и левой стороной разница не превышает 1—2 сек. При этом у спинальной лягушки при соблюдении определенных условий работы можно обнаружить чрезвычайное постоянство времени рефлекса, так что при пробах с 5-минутными перерывами вы на протяжении 2—2.5 час. имеете стойкую величину времени рефлекса. Исходя из такого постоянного и хорошо проверенного фона, Тонких приступила к изучению влияния симпатикуса.

На одной стороне мы иссекали всю цепочку симпатикуса или перерезали все rami communicantes, на другой стороне брали симпатикус на

нитку на уровне 5-го—6-го поясничных узлов, перерезав rami vertebralis 4—5, и на фоне регулярно измерявшегося времени рефлексов производили раздражение симпатикуса в одном из интервалов непосредственно перед пробой времени рефлекса. Оказалось, что само выключение симпатикуса влияет на время рефлекса.

И действительно, как сначала я и рассчитывал, известный ряд случаев показал, что иногда уже перерезки симпатикуса на одной стороне достаточно для того, чтобы выступила более или менее отчетливо асимметрия, чтобы время рефлекса стало неодинаковым на двух сторонах. Особенно резко эта асимметрия выступала в тех случаях, когда на противоположной стороне происходило раздражение симпатического ствола. Время рефлекса менялось в некоторых случаях с 8 или 10 до 50—60—100 сек. При очень затяжном времени рефлекса оно падало с 50—60 до 8—12 сек.

Неожиданностью для нас оказалось, что число тех случаев, когда раздражение симпатикуса вызывает асимметрию, — невелико. В подавляющем большинстве случаев выступала другая картина — имел место очень резкий сдвиг во времени рефлекса, но этот сдвиг происходил симметрично на обеих половинах тела. Таким образом, раздражая симпатикус на одной стороне тела, при перерезанных rami communicantes противоположной стороны тела, Тонких получала резкое изменение времени в смысле или сильного замедления, или сильного ускорения рефлекса на обеих сторонах тела. Ясно, что это явление нельзя было объяснить с точки зрения влияния на периферические рецепторы. Если влияние было двухсторонним, то, очевидно, оно относилось к общей части рефлекторных друг, а такой общей частью рефлекторных дуг для рефлексов обеих половин тела является спинной мозг.

Таким образом, мы неожиданно натолкнулись на факт влияния симпатической нервной системы на центральную часть рефлекторной дуги — на спинной мозг. Как ни неожидан был для нас факт, он для нас не являлся непонятным, неправдоподобным. Во-первых, морфологически для этого влияния есть пути. Уже давно известно, что в составе задних корешков спинальных нервов проходят по направлению к спинному мозгу тонкие волокна из симпатической нервной системы.

Первые авторы, наткнувшиеся на эти центральные отростки клеток симпатических узлов, истолковывали их как специальные чувствительные волокна симпатической системы. Гаскелл высказал предположение, конечно, более правдоподобное и даже вполне вероятное, что эти волокна не являются особыми чувствительными волокнами симпатической нервной системы, а что это постганглионарные, центробежные симпатические волокна, которые из симпатического узла идут во все части тела, в том числе и к мозговым оболочкам, и иннервируют сосуды мозговых оболочек.

С моей точки зрения Гаскелл правильно истолковал эти волокна как центробежные постганглионарные волокна, но он слишком ограничил их роль влиянием на сосуды мозговых оболочек, тем единственным влиянием, которое было известно в то время.

Было естественно предположить, что, очевидно, раздражение этих волокон и ведет к изменению функционального состояния мозга. Мы до настоящего времени не знаем, каково это влияние — прямое или косвенное. Одно можно сказать с несомненностью, что это не сосудодвигательное влияние, потому что эффекты получались и получаются совершенно отчетливо и в той же степени на животных, вполне обескровленных, с вырезанным сердцем, с выпущенной кровью, через 20, 30, 40 мин. после удаления сердца. Если мы при этих условиях получаем влияние

симпатикуса, то едва ли кому-нибудь придет в голову объяснять это дело сосудодвигательным эффектом.

Следовательно, речь идет о каком-то более прямом влиянии. Из этого однако не следует, что непременно должно быть влияние симпатикуса непосредственно на нервные клетки. Можно представить себе влияние симпатических волокон на глиальный аппарат, может быть, влияние на оболочки, может быть, выделение какого-нибудь специального химического материала. Это для нас остается скрытым. Итак, при полном отсутствии кровообращения можно обнаружить двухстороннее влияние симпатикуса на рефлекторные акты, т. е. влияние на спинномозговую часть рефлекторной дуги. В связи с этим несколько пошатнулось наше представление относительно влияния на периферические рецепторы, потому что если иногда наблюдается односторонний эффект, то асимметрию можно объяснить либо влиянием на периферический прибор, либо влиянием на спинной мозг, но в большей мере на одной стороне, чем на другой.

В дальнейшем возник вопрос: что же это влияние симпатикуса на центральную часть рефлекторной дуги, а может быть и на рецепторы, представляет собой только физиологический курьез, на который мы наталкиваемся, если искусственно раздражаем периферический симпатический ствол, или это есть явление, которое играет известную роль во всей картине процессов, разыгрывающихся в нашем организме? Имеет ли какое-нибудь применение, какое-нибудь использование эта адаптационная иннервация спинного мозга?

Для проверки этого вопроса был исследован нами классический опыт И. М. Сеченова с торможением спинальных рефлексов при раздражении таламической области кристаллом поваренной соли. По некоторым соображениям, трудно здесь объяснимым, мы остановились именно на этом случае. Было решено испытать, не играет ли симпатикус какой-нибудь роли в осуществлении сеченовского торможения. Как известно, сеченовское торможение выражается в том, что при нанесении кристалла каменной соли на передний полюс таламической области у лягушки наступает резкое увеличение времени спинального рефлекса (по Тюрку).

А. В. Тонких создала контрольный фон и убедилась, что в ее руках и в ее обстановке таламическая лягушка дает постоянное время рефлекса, совершенно симметрично протекающее на обеих половинах тела, и что нанесение кристалла каменной соли регулярно сопровождается удлинением времени рефлекса, что это процесс обратимый, как его описывает И. М. Сеченов, при условии, если кристалл лежит не больше 1—2 мин. на таламической области. После этого нормальная картина может быть восстановлена через 8—10 мин. При тех же условиях на этом фоне Тонких произвела перерезку всех rami communicantes симпатической системы на обеих сторонах. Оказалось, что после перерезки всех rami communicantes раздражение таламической области кристаллом каменной соли сеченовского торможения уже не вызывает. Дальше оказалось, что если в области выхода симпатической системы вы оставите хоть один или два ramus, т. е. ничтожную часть всех симпатических путей, заключающих в себе преганглионарные и постганглионарные волокна, то вы можете получить картину сеченовского торможения. Нужно произвести действительно полное выключение симпатикуса.

Опять-таки относительно сеченовского торможения можно было предположить, что это сосудодвигательный эффект. Но оказалось, что оно протекает и на обескровленной лягушке. Следовательно, и тут мы имеем все основания говорить, что в данном случае речь идет не о сосудистых воз-

действиях, а о физиологическом использовании специальных путей, которые проходят в симпатикусе, и что тормозное влияние на специальные рефлексы не интрацентральное, а особое, через периферические симпатические пути. Это обстоятельство является чрезвычайно важным с точки зрения истории нашего знания.

Как известно, сеченовское торможение было первым случаем обнаружения тормозного процесса в центральной нервной системе. Оно повело к тому, что мы получили ценнейший материал о роли торможения в центральной нервной системе. Оно явилось основанием для того, чтобы все физиологические школы в мире признали, что нет ни одного координированного нервного акта, в котором наряду с процессом возбуждения не играло бы такой же важной роли и внутрицентральное торможение. Но само сеченовское торможение оказалось торможением особого порядка! Интересно отметить, что в первые же годы опубликования работ Сеченова петербургский физиолог И. Ф. Цион, критически разбирая работу Сеченова, говорил, что здесь речь должна идти не о торможении рефлексов, а, скорее, об изменении условий проведения в центральной нервной системе, что таламическая область изменяет скорость распространения возбуждения по центральной массе и, значит, это есть изменение функциональных свойств спинного мозга, а не торможение как таковое.

Мы в настоящее время вынуждены вернуться, с одной стороны, к первоначальному предположению Сеченова о том, что именно таламическая область представляет собой своеобразный очаг, который влияет на деятельность остальных частей центральной нервной системы, — положение, от которого Сеченов вынужден был отказаться на основании массы фактов, касавшихся всюду возникающего интрацентрального торможения; с другой стороны, должны вернуться к первоначальному исправлению, высказанному Ционом относительно того, что это влияние таламической области не есть торможение в том смысле, как оно обычно наблюдается в координационных актах, а есть случай регуляции функциональных свойств спинного мозга. Кроме того, мы, видимо, в настоящее время вынуждены вернуться к первоначальному представлению Биша, правда в несколько измененном виде, относительно существования тесного взаимодействия между анимальной и вегетативной нервной системой.

Эти наши данные встретили бурный протест со стороны проф. И. С. Беритова, который не хотел признать ни самой фактической стороны дела, ни толкования, данного нами. Я не могу останавливаться на всех причинах, которые привели к этому разногласию. Важно только указать на то, что вся постановка опытов, которой пользовались Беритов и его сотрудники, резко отличалась от той, которой пользовался И. М. Сеченов и которой точно следовала в своих опытах Тонких. Вместо каменной соли применялась простая поваренная соль, вместо одноминутного раздражения — раздражение в 8—10 мин. Это создало, следовательно, совершенно иные условия, в которых протекали явления, а в результате сделало объектом изучения совершенно разные явления.

Я считаю нужным подчеркнуть, что те факты, которые у нас получены, удалось подтвердить путем experimentum crucis. В то время, как в первой работе Тонких производила перерезку всех симпатических rami communicantes, в последней группе опытов она перерезала спинной мозг на уровне средних сегментов, оставляя симпатические пути нетронутыми, и получала сеченовское торможение рефлексов задней половины спинного мозга. Таким образом, влияние таламической области на спинной мозг может осуществляться при условии, когда единственным путем

связи является симпатическая система. Косвенным, но очень важным доказательством нашего взгляда явились данные, свидетельствующие о том, что приложение к переднему полюсу таламуса у лягушки кристалла поваренной соли сопровождается всеми известными нам симпатическими эффектами: ускорением и усилением сердечной деятельности (Ф. Д. Василенко), сужением кожных сосудов и (вторичным) сокращением хроматофор (А. Т. Худорожева), закрытием почечных клубочков (Н. В. Раева), повышением сокращений утомленной мышцы, связанной с центральной нервной системой только пучком симпатических волокон (Г. В. Гершуни), колебаниями кожных потенциалов (А. А. Волохов).

Для нас абсолютно никакого сомнения не представляет теперь правильность наших первоначальных утверждений по вопросу о влиянии симпатикуса на центральную нервную систему и о влиянии таламической области через симпатикус на спинальные рефлексы.

В дальнейшем была выполнена целая серия работ, частью моими сотрудниками, по моим непосредственным указаниям, частью другими авторами, независимо от меня, но под впечатлением наших работ. Сюда нужно отнести, во-первых, ряд работ, которые выполнил В. В. Савич со своими сотрудниками в отношении сосудодвигательного центра. Работы эти показали, что раздражение шейного симпатикуса ведет к резкому изменению состояния вазомоторного центра и к особенному течению вазомоторных рефлексов. В этом отношении данные Савича и его сотрудников совпадают с некоторыми указаниями иностранных авторов относительно влияния адреналина.

Затем, по моим указаниям, в моей лаборатории А. Н. Крестовников изучил влияние раздражения симпатического нерва на дыхательный центр, сказывающееся резкими изменениями в работе дыхательного центра, влияние, которое по ряду признаков отличается от обычно наблюдаемых рефлекторных воздействий, влияние несколько иного порядка. Самый факт влияния симпатикуса на дыхание был уже раньше установлен Камисом.

Затем Э. А. Асратян в моей же лаборатории и под моим же руководством обнаружил, что экстирпация верхних шейных симпатических узлов ведет к существенным изменениям в течении условных рефлексов. Асратян выработал и тщательно изучил условные рефлексы у собаки. Он оценил степень торможения, оценил баланс процессов торможения и возбуждения, условия и длительность задержки тормозных процессов, и после этого мы произвели экстирпацию верхних шейных узлов. Оказалось, что на многие месяцы получилось резкое нарушение баланса между возбуждением и торможением в сторону превалирования тормозных процессов. Собака, которая освобождалась от процесса торможения в норме в течение нескольких минут, задерживала это торможение на протяжении 2—2.5 час. и более. В настоящее время, по прошествии нескольких лет от операции, картина несколько сгладилась, но все же не вернулась к норме. Следовательно, факт влияния симпатикуса на течение корковых процессов тоже выступил в совершенно отчетливой форме.

Наконец, наиболее эффектным, я бы сказал, фактом является факт, обнаруженный В. В. Стрельцовым: сама таламическая область, являющаяся высшим центром симпатической нервной системы, получает на себя влияние из себя самой через симпатикус. Раздражая у лягушки никотином самый верхний симпатический узел, изолированный от всех связей, кроме основной ветви к голове, Стрельцов получил те симпатические эффекты в мышцах противоположной стороны тела, которые обычно возникают при раздражении таламической области (ускоренное окоченение).

Следовательно, мы имеем в данном случае кольцо: влияние таламической области на таламическую область через симпатикус. Это не представляется чем-нибудь неестественным, потому что речь идет об иннервационном аппарате, который носит универсальный характер, иннервирует все ткани, между ними все нервные ткани, иннервирует все отделы центральной нервной системы, в том числе и тот отдел, из которого берутся все симпатические волокна. Ничего непонятного и противоестественного в этом не заключается. Таким образом, вся эта совокупность данных заставляет нас признать, что мы находим ряд существенно важных влияний со стороны симпатической нервной системы на отдельные этапы рефлекторного аппарата.

С точки зрения оценки влияния симпатикуса на течение рефлексов, большой интерес представляют еще работы К. И. Кунстман, которая систематически на протяжении многих месяцев и лет вела наблюдения над спинальными рефлексами собак при условии односторонней симпатэктомии и обнаружила на всем протяжении этого большого промежутка времени ряд важных различий между контрольной и симпатэктомированной сторонами. Различия касались и порогов возбудимости для электрического и термического раздражений, и течения коленных рефлексов, и суммационной способности, и способности обнаруживать тонус, и спастических явлений в случаях дополнительной перерезки спинного мозга. Все эти стороны нервной деятельности оказались резко асимметричными после односторонней симпатэктомии. Эти явления выступают у собак с перерезанным спинным мозгом (на уровне 3—4 L) отчетливее благодаря освобождению рефлекторных дуг от интрацентральных влияний со стороны головного мозга. Меняя уровень перерезки в отдельных случаях (1 Th или 3 L), мы имели возможность выяснить, что вовлечение симпатикуса в деятельность происходит частью под влиянием высших центров (hypothalamus?), частью в форме спинальных симпатических рефлексов. Данные К. И. Кунстман относительно асимметрии в течении спинальных рефлексов после односторонней симпатэктомии подтверждены А. А. Воловым, а данные ее о двояком механизме вовлечения симпатикуса обнаружены и у лягушки Г. В. Гершуни.

Постепенно мы таким образом входим в изучение деталей влияния симпатикуса и имеем основание утверждать, что вся координационная система в такой степени зависит от симпатических влияний, что правильное выполнение координированных актов, правильное отношение к внешнему миру получается только при наличии симпатической иннервации. Из этого не следует, что какие-нибудь координационные отношения обусловлены исключительно симпатикусом. Удаление симпатической иннервации не ведет к выпадению ни одного вида чувствительности. Оно не ведет к появлению каких-либо грубых расстройств координации, но вы видите выявление таких форм рефлекторной деятельности, которые обычно оказываются замаскированными, которых мы обычно не видим. Например, перекрестный коленный рефлекс. Как известно, невропатологи оценивают перекрестный коленный рефлекс как симптом органического поражения пирамидных путей. Между тем, вы можете его получить за счет выпадения симпатической иннервации, за счет перерезки rami communicantes, которые идут к спинному мозгу. В данном случае мы имеем дело с каким-то функциональным изменением спинномозгового аппарата, создающим возможность выявления рефлекторных реакций, нормально заторможенных.

Если мы обратимся к течению коленных рефлексов, самих по себе, то тоже обнаружим картину чрезвычайно интересную. В то время как

нормальное животное может воспроизводить эти коленные рефлексы с большой частотой — до 360 коленных рефлексов в 1 мин., симпатэктомированное животное дает сливной экстензорный рефлекс иногда уже при ритме 100—120 в 1 мин. Здесь можно предположить повышенную способность к образованию тетануса, наклонность к слиянию очень редких ритмов раздражения в сплошное тетаническое сокращение, либо считать, что вы имеете дело с выявлением обычно маскированного рефлекса с кожи пателлярной области, тонического экстензорного рефлекса, который не дает возможности осуществиться отдельным коленным толчкам. Что второе предположение является возможным, доказывается, с одной стороны, упомянутыми выше перекрестными рефлексами, а затем еще тем, что в другой лаборатории (д-р Кунде в лаборатории Карлсона) в других условиях после удаления g. stellatum и нижнего шейного узла у кролика выявлены рефлексы, которых у нормального кролика никто не видит.

Значит, симпатическая иннервация центральной нервной системы не только существует, но играет существенную роль и в процессе подавления старых координационных отношений, дает возможность осуществляться новым координационным отношениям. Известную роль играют не только внутрицентральные явления, но и те явления, которые осуществляются через посредство симпатических путей.

На этом я закончу изложение фактического материала и вернусь к разбору вопроса о тонусе. Для нас ясно, что если действительно со стороны симпатической нервной системы обнаруживается влияние почти на все рецепторные системы, если мы имеем несомненное влияние на все отделы центральной нервной системы и на периферический нервно-мышечный прибор, то из совокупности всех этих явлений могут создаваться и должны создаваться такие симпатические эффекты, которые могут дать отклонения тонуса в ту или иную сторону. И действительно, если мы будем наблюдать за животным, подвергшимся частичной симпатэктомии, то мы получаем различную картину: иногда у животного на симпатэктомированной стороне, по сравнению с контрольной стороной, тонус сильнее. Но мы можем видеть у этих животных и гипотонию. Мы можем видеть в течение продолжительного периода времени и полное равенство тонуса.

Изучая явления тонуса, мы можем разобраться в этом деле только при условии, если оценим все те моменты, которые участвуют в осуществлении тонуса. Ведь мы хорошо знаем, что тонус имеет различное происхождение. Мышечный тонус у нормального животного есть рефлекс или с лабиринтов, или с проприоцептивной системы, или со стороны кожи, или со стороны высших органов чувств. По афферентным путям идут определенные влияния к центральной нервной системе, которые создают условия для тех или иных тонических состояний, для того или иного распределения тонуса на периферии. В свою очередь периферический прибор может отвечать более или менее длительным сокращением тетанического характера или изменениями своих упруго-вязких свойств.

Если бы мы вздумали оценивать тонус, исходя из грубого представления о том, что тонус есть сокращение саркоплазмы, а тетанус — сокращение фибриллярного аппарата, то мы ни в одном явлении не разобрались бы и не могли бы понять ни одного случая тонической деятельности. Понять это можно только при условии, если будут учтены все моменты, участвующие в осуществлении тонуса. Тогда и понятны противоречия, которые получаются у разных авторов, понятна и пестрота картины у одних и тех же авторов. Из нее не следует только делать неверных выво-

дов. Когда авторы, исходя из предположения, что симпатикус осуществляет мышечный тонус, перерезают симпатикус, получают различные изменения и говорят, что симпатикус тут ни при чем, они неправы. Симпатикус очень даже при чем, но неправильно искать его в роли нерва, вызывающего тонус. Он может оказать влияние на тоническую деятельность, но тоническая деятельность может осуществляться без участия симпатикуса. Это в равной мере касается и других форм двигательной работы, не только тонических, но и фазовых. Мы в настоящее время должны оставить привычку оценивать те или иные координационные отношения вне учета этого симпатического влияния. Например, в таких случаях, как выполнение тех или иных рабочих актов, как выработка новых координаций или переработка старых, — всегда большое значение должен играть симпатический нерв и наряду с ним адреналовая система. Если мы припомним ту обычную манеру работы, которой все мы пользуемся до настоящего времени, — производить раздражение центростремительных нервов иногда довольно сильным током при наличии надпочечника в организме, при наличии всех симпатических путей, — то ясно, что мы во многом запутываемся и во многих явлениях не можем разобраться в должной мере. Наряду с непосредственным или рефлекторным воздействием на двигательный прибор идет окольное влияние через симпатикус и через рефлекторную секрецию адреналина. Эти все явления должны быть на будущее время приняты во внимание. Все это должно учитываться для правильной оценки всех особенностей рефлекторных актов.

Я могу закончить тем, что вся добавочная иннервация, управляющая всем рефлекторным аппаратом, создающая ту или иную установку отдельных участков рефлекторного аппарата, не может не отражаться на выполнении всей нашей двигательной работы, в том числе и трудовых процессов. Надо думать, что этой именно иннервацией и управляются те совершенно исключительные формы мышечной деятельности, с которыми мы встречаемся при состояниях крайнего возбуждения, при аффективных состояниях, при состояниях патологических аффектов и депрессий и при том, что мы называем нормальным энтузиазмом в работе. Совершенно ясно, что эти своеобразные состояния обусловлены вмешательством вегетативного акцессорного прибора. Иначе говоря, этот прибор является физиологической и морфологической базой для выявления этих состояний. Таким образом, тут мы наталкиваемся на определенный адаптационно-трофический аппарат, который в практике нашей мышечной работы должен приниматься во внимание на каждом шагу.



ТРОФИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ[1]

Понятие о трофическом действии нервной системы проникло в физиологию из клиники. Практические врачи постоянно встречались с фактами, которые свидетельствовали о том, что питание органов и тканей находится в какой-то несомненной зависимости от нервной системы. Сюда относились расстройства питания, выступавшие при тех или иных поражениях нервной системы, как центральной, так и периферической, причем как при поражениях, связанных с органическими болезненными процессами в нервной системе, так и при случайных ранениях ее. Речь шла об общих явлениях гипертрофии или атрофии мышечной ткани при полной сохранности других видов тканей, затем о трофических явлениях на кожных покровах в виде кератозов, расстройств деятельности желез, неправильного роста волос, неправильного роста ногтей, образования местных дистрофических явлений в форме язв на слизистых оболочках или на коже, омертвений и т. д. Большой ряд явлений подобного рода, иногда очень тяжелых, бурно протекающих, был подмечен практическими врачами и описан как «трофические расстройства». В подавляющем большинстве случаев при наличии этих расстройств удавалось обнаружить те или иные поражения нервной системы.

Затем обратило на себя внимание то обстоятельство, что иногда трофические расстройства выступали на сцену без непосредственных повреждений или поражения самой нервной системы, а в результате тех или иных болезненных процессов разыгрывающихся в отдаленных частях тела, на периферии. Возникло совершенно естественно предположение, что эти трофические расстройства могут появляться в результате рефлекторного воздействия через центральную нервную систему. У старых врачей сложилось представление, что трофические расстройства в различных тканях и органах должны иметь в основе своей наличие специальных нервных волокон, которые заведуют регуляцией питания органов и тканей.

Таким образом из учения о трофическом действии нервной системы выросло учение о трофической нервной системе как самостоятельном разделе нервной системы, как самостоятельном типе нервных волокон, управляющих исключительно регуляцией обмена. Такое представление мы встречаем у врачей примерно до второй половины XIX в., когда с развитием клинических наблюдений, с уточнением их благодаря точно обоснованным патологоанатомическим вскрытиям и экспериментальным исследованиям вопрос претерпел крутой перелом. Дело дошло до того, что учению о трофической нервной системе как таковой как будто был положен конец.

В развитии данного вопроса можно выделить несколько фаз, и сейчас мы переживаем как раз фазу обратных тенденций, когда целый ряд

[1] Больш. медиц. энцикл., т. 32, 1935, стр. 858. (*Ред.*).

фактов заставляет снова вернуться к старому учению о трофической нервной системе и не только признавать существование трофических влияний нервной системы, но и допускать существование специальных волокон, которые по преимуществу или исключительно ведают регуляцией тканевого питания и физико-химического состояния тканей.

Что касается самого факта трофических влияний нервной системы, то в сущности он никогда не подвергался сомнению, потому что в самые тяжелые для учения о трофической нервной системе времена все-таки с фактами приходилось считаться, а клиника на каждом шагу указывала, что определенные заболевания нервной системы, либо центральной, либо периферической, притом как в эфферентной, так и в афферентной ее части, сопровождаются рядом характерных трофических расстройств. Ошибка заключалась в том, что попытки к утверждению и к обоснованию существования трофической иннервации были направлены на изучение именно этих трофических расстройств и что все стремление было направлено на то, чтобы найти специальный анатомический нервный субстрат для осуществления этих трофических расстройств, этих дистрофий. На этом пути как раз и получились большие неудачи.

Прежде всего оказалось, что такое резко выраженное расстройство питания, как атрофия мышц при периферических параличах, атрофия, сопровождающаяся «реакцией перерождения» (т. е. извращением отношения к электрическому раздражению), связано всегда с параличом или с выпадением именно моторного нейрона, т. е. того нейрона, который вызывает функцию поперечнополосатых мышц. Именно поражение клеток передних рогов серого вещества спинного мозга, перерыв передних корешков или перерыв моторных волокон далее на периферии является причиной дегенеративной атрофии мышечной ткани. Из этого был сделан вывод, что в данном случае речь идет не о специальном трофическом поражении, а о трофическом поражении, связанном с бездеятельностью, с отсутствием работы, и была попытка объяснить эту атрофию мышц как атрофию от бездеятельности. Клиника, однако, показывает, что если поставить мускулатуру в такие условия, при которых она не может фактически выполнять свою двигательную работу, не может функционировать, то развивается атрофия мышц, но без реакции перерождения, так что атрофия от бездеятельности резко отличается от дегенеративной атрофии, связанной с перерождением периферического нейрона.

Таким образом, пришлось все-таки говорить о специальном трофическом влиянии нервных волокон, но это трофическое влияние оказалось присущим тем нервным волокнам, которые вызывают мышцу к деятельности и которые в первую очередь являются «функциональными» нервами.

Наряду с этим обнаружилось, что ни перерезка симпатических волокон, подходящих к той или иной конечности, ни перерезка заднекорешковых волокон, несущих чувствительные и сосудорасширяющие импульсы к той же области тела, не сопровождаются атрофическими явлениями в мышцах и тем более реакцией перерождения. Этим был нанесен первый удар учению о трофической иннервации. Трофическая функция должна была быть признана, а учение о специальных трофических волокнах естественно отпадало.

Далее обнаружилось, что тяжелые случаи трофических поражений суставов и кожных покровов, которые наблюдаются при сирингомиелии и при других органических заболеваниях центральной нервной системы, можно объяснить целым рядом других причин, кроме специальных трофических влияний нервной системы.

Были сделаны попытки проанализировать те трофические расстройства, которые в эксперименте легко удавалось вызвать путем перерезки периферических нервов, например, наблюдающиеся при перерезке тройничного нерва тяжелые трофические расстройства со стороны глаза в форме кератитов, в форме воспалительных явлений в соединительной оболочке, в форме полного распада глазного яблока. Все эти расстройства при экспериментальном анализе оказалось легче объяснить не трофическими влияниями особых нервных волокон, а целым рядом других моментов.

Этот этап тщательного изучения трофических влияний как раз совпал с периодом больших научных открытий. Именно в 50-х годах XIX в. были открыты Клодом Бернаром сосудодвигательные нервы. Затем в этот же период были открыты микроорганизмы, была установлена их роль как возбудителей различных патологических процессов, в частности гнойных процессов. Эти-то два момента — изменение кровообращения под влиянием нервных влияний и возможность вызова патологических процессов путем бактериальной инфекции — и дали основание для того, чтобы возражать против трофической нервной системы.

Большое значение в возникновении трофических расстройств стали придавать самой травме и это ставили в связь с теми расстройствами чувствительности, которые часто наблюдались и должны были наблюдаться при тех или иных поражениях или искусственных повреждениях нервных путей. Так, оказалось чрезвычайно легко предотвратить значительную часть трофических расстройств или по крайней мере ослабить и облегчить их течение путем наложения специальных повязок, которые защищали орган с выключенной или поврежденной нервной системой от проникновения инфекции, ограждали от вредных температурных нарушений, легко наступающих при расстройствах кровообращения, и ограждали от механической травматизации, неизбежно сильной при потере чувствительной иннервации.

Потеря чувствительности, которая мешала подопытному животному избежать травматизации, защитить орган от травмы, бактериальная инфекция и расстройство кровообращения — все это оказалось настолько важным в осуществлении дистрофических процессов, что внимание экспериментаторов, как физиологов, так и патологов, было направлено на эту триаду факторов которая буквально покрывала все остальное. Поэтому прямая трофическая роль нервной системы оказалась стушеванной. Это явилось причиной того, что вопрос о трофической нервной системе был совершенно отброшен и выпал из внимания исследователей на целые десятки лет. Однако параллельно накоплялись факты, которые в конце концов должны были привести к возврату учения о трофической нервной системе.

В 40-х годах XIX в. было обнаружено сначала в не очень убедительной форме Фолькманом, а затем в более убедительной форме братьями Вебер влияние блуждающего нерва на сердечную мышцу. Было показано, что под влиянием раздражения блуждающего нерва сердце замедляет свой ритм, ослабляет сокращения или даже дает полную временную остановку. Через несколько лет после этого было обнаружено, что раздражение симпатических волокон, идущих к сердцу, сопровождается усилением сердечных сокращений и учащением их ритма. Таким образом, приблизительно в тот же период времени, когда были открыты сосудодвигатели, был установлен такой исключительной важности момент, как регуляция автоматической работы сердца со стороны волокон блуждающего и симпатического нервов. Этот факт не мог не вызвать к себе особого внимания

исследователей и не мог не привести к целому ряду дальнейших работ, результатом которых явилось установление того взгляда, что сердечная мышца лишена функциональной иннервации, т. е. иннервации, которая приводила бы ее к деятельности, что деятельность протекает автоматически, может наблюдаться и наблюдается в отчетливой форме после полной денервации или иссечения органа, но что вместе с тем имеет место несомненное влияние нервной системы в форме количественных воздействий на автоматически протекающий процесс сердечной деятельности.

Анализ фактов в первые же годы дал толчок тому, чтобы объяснить это влияние нервов на функцию сердца изменением основных свойств мышечной ткани сердца. Первые работы в этом направлении были осуществлены и впервые соответствующие выводы были сделаны в России И. П. Павловым в 1886 г. и в том же году в Англии — Гаскеллом. Анализируя влияние центробежных нервов на сердечную деятельность, и тот, и другой, совершенно независимо друг от друга, пришли к выводу, что в даном случае речь идет не просто об усилении или учащении сердечной деятельности, что эти эффекты нужно рассматривать как результат изменения основных функциональных свойств сердечной мышцы, изменения возбудимости, проводимости и сократительности сердечной мышцы. В основе этого должно было лежать, как выражался тогда И. П. Павлов, изменение основных жизненных свойств сердечной мышцы. И еще в 1886 г. в работе Павлова проскальзывает мысль, что, очевидно, речь идет о каком-то изменении питания сердечной мышцы под влиянием нервов.

Надо все же подчеркнуть, что, находясь под впечатлением учения о сосудодвигательной иннервации, Павлов в первый момент пытался действие блуждающего и симпатического нервов свести к сосудодвигательным влияниям, т. е. влиянием на коронарное кровообращение, и думал, что, быть может, усиление и учащение сердечной деятельности при раздражении симпатического нерва есть результат расширения коронарного русла, тормозное же действие блуждающего нерва есть результат сужения коронарных сосудов. Позже предположения эти подтвердились. Действительно, симпатический нерв является нервом расширяющим, а блуждающий — суживающим коронарные сосуды. Но при этом выяснилось, что объяснять характерное влияние центробежных нервов на сердце их сосудодвигательным эффектом нельзя, так как аналогичное влияние на сердце блуждающий и симпатический нервы оказывают и у таких животных, у которых коронарного кровообращения нет и сердце вообще лишено собственной кровеносной системы. Например, у амфибий, в частности у лягушки, сердце питается из своих полостей, а между тем эффекты раздражения нервной системы у них оказываются такими же, как у более высоко организованных животных. Павлов считал, что здесь речь идет о какой-то регуляции жизненных свойств сердца иным способом, непосредственно под влиянием нервной системы.

Совершенно аналогично этому Гаскелл, работавший с самого начала на холоднокровных животных, главным образом на черепахах и крокодилах, пришел также к заключению, что влияние сердечных нервов есть влияние на функциональные свойства: изменение рефракторной фазы, изменение возбудимости и т. д., а это должно иметь в основе изменение хода ассимиляторных и диссимиляторных (или анаболических и катаболических) процессов. Здесь Гаскелл был последователем немецкой школы Германа и Геринга, которые рассматривали процесс возбуждения в возбудимых тканях как результат нарушенного взаимоотношения асси-

миляции и диссимиляции каких-то материалов. Гаскелл тогда же сделал попытку подтвердить свой взгляд при помощи биоэлектрических наблюдений над сердечной мышцей.

Было уже известно, что во всякой возбудимой ткани, как нервной, так и мышечной, в момент деятельности возникают разности потенциалов, которые дают повод к развитию токов. Кроме того, было известно, что при покое поврежденный участок мышечной ткани является электроотрицательным по отношению к нормальному участку. Если соединить с гальванометром нормальный и поврежденный участки, то наблюдается так называемый ток покоя, имеющий всегда определенное направление — от поврежденного участка сквозь ткань к нормальному участку. При возникновении деятельности этот ток покоя претерпевает отрицательное колебание, т. е. потенциал нормального участка падает во время возбуждения. В то время установилась точка зрения, что это падение потенциала есть результат разрушения каких-то веществ, проявление определенного диссимиляторного процесса. Отсюда явилась мысль, что обратное явление — ассимиляция, т. е. построение исходных материалов из продуктов распада, — должно сопровождаться положительным колебанием тока покоя. В опытах, которые при методике того времени можно было сделать, Гаскелл отметил, что такое положительное колебание тока покоя действительно возникает в остановленном сердце, если раздражать блуждающий нерв. Данные Гаскелла оспаривались рядом авторов и были подтверждены при безупречной методике только А. Ф. Самойловым.

Энгельман блестяще разработал вопрос об изменениях функциональных свойств сердечной мышцы под влиянием нервов и дал прекрасные критерии для их оценки.

Сконцентрировав свое внимание на изучении пищеварительных процессов и производя различные операции над пищеварительным каналом, выводя протоки желез, изолируя отрезки кишки, перегораживая желудок, вытягивая кишечные петли под кожу для наблюдения их моторных функций, И. П. Павлов сосредоточил в своих руках громадный экспериментальный материал, полученный на оперированных животных. Наблюдая за ними изо дня в день в течение длительных периодов, он обнаружил, что во многих случаях такого рода операции, связанные с неестественным натяжением внутренностей, с неестественным воздействием наружного воздуха на слизистые оболочки и т. д., ведут к возникновению определенных патологических состояний у животных. Ему приходилось видеть внезапное обмирание животного, сопровождающееся почти полным прекращением сердечной деятельности и дыхания, обморочным состоянием, охлаждением животного. Бывали случаи, когда возникала полная картина мнимой смерти. Павлов упоминает об одном животном с изолированным по павловскому методу желудочком, которое сразу же после еды впало в обморочное состояние и казалось погибшим. Животное было уже взято на стол для вскрытия, когда заметили, что биение его сердца возобновляется. Животное это вернулось к нормальному состоянию. Бывали случаи, когда у оперированных животных (выведение под кожу дуоденальной петли) обнаруживали полную атрофию мышечной ткани. Затем бывали случаи возникновения язв на слизистой оболочке языка, опять-таки при натяжении 12-перстной кишки, образования язв на конечностях. У собак наблюдались также восходящий паралич спинного мозга, явления психоза, т. е. явного нарушения поведения и нормальных отношений с окружающими животными и людьми, сопровождавшиеся отчетливыми патологоанатомическими изменениями в коре головного мозга. Все эти наблюде-

ния, сделанные попутно во время изучения пищеварительного процесса, заставили И. П. Павлова в 1921 г. выступить с категорическим утверждением, что старое учение о трофической нервной системе было правильно, что напрасно врачи и физиологи отбросили эту правильную точку зрения и упускают из виду чрезвычайно важный механизм, постоянно действующий в нашем организме. Он стал утверждать, что мы должны наряду с центробежными нервными волокнами, вызывающими функцию того или иного органа, наряду с сосудодвигательными нервами, регулирующими приток питательных материалов, допустить существование волокон, которые, как он говорит, тончайшим образом регулируют процесс питания в тканях и взаимоотношения тканевых элементов и окружающей их среды.

Обосновывая свое учение, Павлов вернулся снова к учению о сердечных нервах и высказал мысль, что усиливающие нервы сердца, вызывающие изменение силы сердечных сокращений и изменяющие, как было им предсказано, а потом доказано Энгельманом, основные функциональные свойства сердечной мышцы, и являют собой типический пример трофических нервов.

В том же году Гаскелл, излагая в своей классической монографии о непроизвольной нервной системе результаты своей многолетней работы над вегетативной нервной системой, высказался в категорической форме за то, что влияния, которые оказывают симпатический и блуждающий нервы на сердце, не могут рассматриваться иначе как трофические, т. е. что это есть непосредственная регуляция питания тканей со стороны нервных волокон.

Эти утверждения как Гаскелла, так и Павлова, какими бы они убедительными ни были, все-таки нельзя было считать доказанными, потому что оставался целый ряд существенных пробелов, который нужно было восполнить, для того чтобы категорически говорить о существовании трофической нервной системы и о том, что приведенные нами образцы являются действительно типичными примерами трофической иннервации и что те явления, о которых они говорили, имеют какое-то универсальное значение для организма.

Чрезвычайно важным было бы доказательство того, что этого рода влияния могут наблюдаться и наблюдаются еще и в других тканях, в других органах. С разных сторон были представлены данные в пользу того, что аналогичным образом дело обстоит и с гладкой мускулатурой. Именно для мускулатуры кишечника, матки, мочеточников и целого ряда других органов, для таких специальных мышц, как retractor penis у собаки, было обнаружено, что все эти гладкомышечные аппараты, либо поддерживающие тонус, либо дающие редкие ритмические сокращения, общие или перистальтические, работают автоматически, независимо от наличия связи с центральной нервной системой. Однако центробежные нервы, направляющиеся к этим гладким мышечным органам, всегда способны вызвать в них количественные изменения, т. е. вызвать либо учащение, либо замедление ритма, либо усиление перистальтических сокращений, либо их ослабление; при тонически действующих мышцах нервы вызывают либо повышение, либо понижение гладкомышечного тонуса.

Начиная с 1921 г., Л. А. Орбели и его сотрудникам на основе ряда фактов удалось установить, что скелетная мускулатура получает двоякого рода иннервационные влияния — иннервацию моторную, которая вызывает мышцу к деятельности, и иннервацию симпатическую, которая носит регулирующий характер. Последняя сама по себе никогда не при-

водит мышцу к деятельности, никогда не заставляет мышцу сокращаться, а только оказывает на скелетную мышцу такое влияние, которое отражается на деятельности, вызываемой моторным нервом. Тщательный анализ показал, что в этих случаях речь идет об изменении порогов возбудимости как самой скелетной мышцы, так и иннервирующего ее нерва, об изменении временной характеристики (хронаксии), об изменении способности удержать более или менее значительное напряжение на протяжении более или менее значительного отрезка времени, об изменении способности выполнять длительно ритмическую работу и т. д.

Таким образом, был представлен целый ряд доказательств тому, что в отношении скелетной мышцы симпатическая нервная система оказывает влияние того же порядка, какое было обнаружено раньше со стороны автономных нервов в отношении сердечной мышцы; этим была доказана универсальность этого типа иннервации в отношении всех видов мышечной ткани. С течением времени Орбели и его сотрудникам удалось получить данные, которые свидетельствуют о том, что такого же рода изменения функциональных свойств симпатическая нервная система вызывает в рецепторах, периферических нервах и в центральной нервной системе. Данные школы Орбели в последнее время находят подтверждение в ряде работ других лабораторий как в СССР, так и заграницей (лаборатории В. И. Воячека, П. А. Некрасова, Ашера, Брюкке и др.).

В настоящее время почти для всех тканей в организме доказано существование таких нервных приборов, которые, не вызывая функции, не приводя к деятельности органа, вместе с тем резко воздействуют на состояние этого органа и, таким образом, влияют на те функциональные отправления, которые будут вызваны соответствующими причинами. Не желая смешивать без достаточного основания две категории явлений, именно — влияния на функциональные свойства и влияния на питание тканей, Орбели предложил пользоваться названием «адаптационная система» для нервных аппаратов, создающих те изменения функциональных свойств, которые были констатированы сначала для сердца, потом для гладкой мускулатуры, а затем и для скелетной мускулатуры, нервной системы и органов чувств. Этим Орбели не хотел утверждать, что эти адаптационные влияния должны быть оторваны от трофических влияний, а только хотел подчеркнуть, что адаптационные влияния уже доказаны бесспорно и должны иметь свою номенклатуру, свое обозначение, что до обнаружения фактов, которые также бесспорно говорили бы об изменении химизма физических свойств и физико-химического состояния тканей, термина «трофический» лучше избегать.

Действительно, ни в данных Гаскелла, ни в данных И. П. Павлова не было фактических доказательств тому, что эти влияния на функциональные свойства связаны именно с изменениями обмена или с изменениями химизма тканей. Были только указания, что под влиянием нервов может наблюдаться положительное колебание тока покоя остановленной сердечной мышцы. Это одно положительное колебание само по себе не является еще доказательством существенных химических сдвигов. Оно представляет чрезвычайно ценный факт, но его мало для того, чтобы считать вопрос окончательно решенным. И в этом направлении факты были установлены в обратном порядке.

Если адаптационные влияния были раньше всего обнаружены на сердечной мышце и позже на скелетной мышце, то скелетная мышца оказалась наиболее удобным объектом для того, чтобы обнаружить истинное трофическое влияние симпатических нервов. В этом отношении ряд фактов получен как у нас, так и в заграничных лабораториях под влиянием

различных исходных гипотез. Все они хорошо друг друга дополняют и укладываются в единое целое. В ряде заграничных лабораторий было обнаружено, что при перерезке симпатических нервов на одной стороне в мышцах соответственной конечности могут наблюдаться химические изменения. Именно, в конечностях замечена асимметрия в содержании гликогена, лактацидогена, креатина, т. е. целого ряда химических веществ, являющихся или исходным материалом для мышечной работы, или продуктами, возникающими при мышечной деятельности. Имеются факты, свидетельствующие о нарушении хода окислительных процессов на симпатэктомированной конечности (Магнус, Альслебен и сотрудники, Н. Степанов).

Далее в лаборатории Орбели был выполнен ряд работ, выясняющих интимную сторону влияния симпатических нервов на мышцу.

Орбели прямыми опытами с определением газообмена изолированной кураризованной мышцы показал, что при раздражении симпатического нерва получается повышение потребления кислорода этой мышцы. А. Н. Крестовниковым при помощи метода Тунберга было отмечено резкое отклонение в ходе окислительных процессов в веществе мышц той стороны, где раздражался симпатический нерв. Затем Л. А. Орбели и А. В. Тонких нашли, что тепловой укол вызывает у кошек повышение температуры именно за счет повышения теплопроизводства в мышцах через симпатическую нервную систему; после полной симпатэктомии укол повышения температуры не дает.

Е. М. Крепс и В. В. Стрельцов установили, что симпатическая нервная система влияет на ход реституции материалов в мышечной ткани, произведшей длительную двигательную работу. Как критерий было взято электрометрическое титрование. Сосуды мышцы промывались физиологическим раствором поваренной соли, и этот раствор подвергался электрометрическому титрованию. Результаты титрования показали, что содержание буферных веществ в промывной жидкости резко отклоняется, если мышца произвела работу. Титрование порций жидкости, взятых через разные сроки после работы, выявило постепенное возвращение к исходным величинам забуференности. Таким образом, происходит значительное отклонение, а затем возврат к норме. Если сразу после выполнения работы произвести раздражение симпатических волокон, идущих к конечности, то обнаруживается, что уже в первые моменты после раздражения кривые электрометрического титрования оказываются очень близкими к исходным, т. е. при раздражении симпатического нерва создаются такие условия, которые заставляют мышечную ткань быстрее вернуться к нормальной картине забуференности. Анализ кривых показал, что речь должна идти об увеличении либо лактатного, либо фосфатного буфера.

Прямое исследование, произведенное Е. М. Крепсом, Н. А. Вержбинской, В. Н. Борсук, Н. И. Михельсон и В. В. Стрельцовым при помощи микрохимического определения содержания в самой мышце молочной кислоты и различных фосфорных фракций, привело авторов к утверждению, что под влиянием раздражения симпатического нерва происходит повышение содержания пирофосфатных фракций фосфора, т. е. накопление той именно фракции фосфора, которая в наибольшей степени может являться буферным материалом и вести к поддержанию постоянства реакции мышечной ткани, несмотря на накопление кислых продуктов. То, что было предложено на основе электрометрической кривой, нашло себе подтверждение в данных микрохимического анализа.

Параллельно с этим было произведено изучение физических свойств мышцы А. В. Лебединским, который обнаружил изменение электропроводности. Электропроводность измерялась по отношению к переменным токам высокой частоты, причем учитывалось как омическое, так и емкостное сопротивление так, как это ранее было сделано для кожи в работах Гильдемейстера. Как и в коже лягушки, в мышце раздражение симпатических волокон так же меняет и тот и другой вид сопротивления.

Затем А. В. Лебединским и Н. И. Михельсон была произведена оценка упруго-вязких свойств мышечной ткани по методу крутильных колебаний. При этом обнаружилось, что под влиянием симпатических нервов происходят известные сдвиги, именно — изменения вязкости мышечного вещества.

Наконец, необходимо упомянуть о результатах гистологического изучения мышц лягушки и кошки, произведенного Герингом и Лангелааном. Через год после перерезки соответственных постганглионарных симпатических волокон обнаружено увеличение содержания ядер (на 10% выше контрольной стороны), накопление вещества саркоплазмы при отсутствии отклонений в фибриллярном аппарате.

Таким образом, учение о трофическом влиянии симпатической нервной системы на скелетную мышцу, о том, что симпатические волокна, не вызывая никакой функции, никакого сокращения, вместе с тем являются регуляторами трофики, т. е. регуляторами питания, регуляторами взаимоотношений между мышцей и средой, регуляторами поглощения кислорода, проницаемости, упруго-вязких свойств, является бесспорно доказанным. Естественным было стремление вернуться к сердечной мышце и проверить, имеются ли там аналогичные влияния, можно ли и там допустить связь между изменениями функциональных свойств и изменениями физического или химического состояния. В этом отношении в лаборатории Орбели за последние годы накопились данные, которые говорят, что изменения электропроводности того порядка и того характера, которые доказаны для скелетной мышцы, имеют место и в мышце сердечной при раздражении блуждающего и симпатического нервов. Так же как на функциональные свойства, эти нервы действуют в противоположном направлении и на электропроводность (А. М. Алексанян и О. А. Михалева).

Мы приходим к заключению, что искать приходится не трофическую иннервацию, а иннервацию функциональную. Именно тот род иннервации, который толкает орган к работе, заставляет орган работать, представляет собой частный случай, а более универсальное значение имеет та трофическая иннервация, о которой мы сейчас говорим. Если обратиться к сравнительно-физиологическим данным, то у целого ряда животных, даже в органах движения, которые можно сравнить с нашей скелетной мускулатурой, имеется известный автоматизм или вызов к деятельности под влиянием непосредственных механических или физических раздражений, а нервная система является аппаратом, который изменяет функциональное состояние мышцы или подчиненных нервных узлов, и, таким образом, должна быть признана аналогом скорее трофической иннервации, о которой мы говорим, чем иннервации моторной.

В экспериментальном материале, полученном на высших животных, и в сравнительно-физиологическом материале мы находим подтверждение той мысли, что развитие нервной системы и управление со стороны нервной системы тканями осуществляется двумя принципиально различными путями. Одно влияние нервной системы — это есть регуляция химизма,

регуляция физических свойств, функционального состояния органов, а другое — вызов органа к работе. В зависимости от того, с каким органом или с каким представителем животного царства мы имеем дело, мы всегда встречаемся с превалированием того или иного типа иннервации. Каждый из них заслуживает внимания, так как каждый играет роль в управлении работой органов, в развитии отдельных болезненных симптомов.

Таким образом, вопрос о трофической иннервации, возникший в клинике на основании наблюдений над дистрофическими расстройствами, потерпел крушение при экспериментальном изучении дистрофических процессов. В развитии дистрофических процессов играют роль так много других не менее важных и вместе с тем более грубых факторов, что проблема трофического влияния оказалась затемненной.

Доказательство трофической иннервации мы находим не в дистрофических нарушениях, а в нормальном течении физиологических процессов. Трофическая иннервация интересна не столько тем, что под ее влиянием при наличии дополнительных факторов могут наступить трофические расстройства, а тем, что весь повседневный процесс жизни наших органов стоит под контролем определенной трофической регуляции. Для трофической иннервации характерно именно то, что она не дает ничего такого, что не могло бы осуществляться и без нее. Речь идет не о вызове качественно новых свойств, не о возникновении новых явлений, а о количественной регуляции того, что и без этой системы протекает в тканях аутохтонно. Если этого не иметь в виду, то можно сделать всегда ошибочные выводы относительно роли и значения трофической иннервации.

Авторы, которые представляют себе, что при перерыве трофического нерва всякое питание ткани должно прекратиться, ошибаются — этого, конечно, не бывает. Не правы и те, которые считают, что после перерезки трофических нервов должен произойти какой-то неудержимый хаос трофических процессов, потому что трофические нервы якобы тормозят трофическую функцию. Процессы идут довольно хорошо и координированно и помимо этих трофических нервов. Но нетрудно уловить, что эти автоматически совершающиеся процессы претерпевают значительные количественные сдвиги в ту или иную сторону под влиянием нервов, идущих от специальных отделов центральной нервной системы.

Что касается того, как и при каких обстоятельствах эти трофические влияния могут быть вызваны, то тут, как и во всех других случаях, приходится допустить возможность центрального возбуждения мозговых ядер этих нервных волокон и затем возможность рефлекторного вызова этих явлений со стороны тех или иных периферических рецепторных аппаратов. Если взять за критерий те влияния, которые симпатическая нервная система оказывает на скелетную мышцу, на сердечную мышцу, на органы чувств и нервные центры, то во всех этих случаях картина получается сходной. Мы имеем в настоящее время убедительные данные, которые свидетельствуют о том, что все эти эффекты могут быть вызваны не только искусственным раздражением периферических веточек симпатического нерва, но и при раздражении определенных центральных очагов.

В последние годы накопилось много фактов, свидетельствующих о том, что в головном мозгу, в субталамической области, именно в tuber cinereum, имеется очаг, дающий начало всем симпатическим влияниям (Карплюс и Крейдель, Кеннон и др.). В 1929 г. трем канадским авторам (Битти, Броу и Лонг) удалось посредством опытов с перерождением проследить пути, которые, начинаясь от tuber cinereum, спускаются через область моста, четверохолмия и продолговатого мозга в спинной мозг и

вступают в контакт с клетками боковых рогов серого вещества, т. е. с теми клеточными образованиями, которые давно уже признаны за клеточные тела преганглионарных симпатических нейронов. Это было констатировано на высших животных — собаках и кошках. Такие же отношения существуют и у холоднокровных животных. У лягушки та же таламическая область является очагом, из которого можно получить все симпатические влияния.

В лабораториях Орбели была сделана большая серия работ, которая показала, что, раздражая по способу Сеченова кристаллом поваренной соли таламическую область, можно вызывать учащение сердечной деятельности, закрытие почечных клубочков, сужение кожных сосудов, сокращение пигментных клеток кожи (по всей вероятности, как результат сужения сосудов), изменение кожных потенциалов, наконец, все те специальные эффекты, которые описаны выше в отношении скелетной мышцы и спинного мозга, именно — повышение работоспособности утомленных мышц, изменение хронаксии нерва и мышцы, ускорение окоченения и т. д. Эти же эффекты могут быть вызваны при определенных условиях со стороны спинного мозга. Например, путем отравления стрихнином спинального препарата можно на периферии вызвать все симпатические эффекты, в частности изменения изолированной скелетной мышцы, связанной с центральной нервной системой только за счет симпатических нервных волокон. Таким образом, возможность центрального вызова явлений не подлежит сомнению.

Далее возникает вопрос: бывают ли в физиологических условиях поводы к тому, чтобы нервные центры возбуждались непосредственно?

В этом отношении существует очень распространенное учение о том, что угольная кислота является возбудителем нервных центров, в частности дыхательного центра. При повышенном накоплении углекислоты в крови наступает возбуждающее влияние на двигательные центры, на центры, регулирующие сердечную деятельность, и все остальные симпатические и парасимпатические центры.

Раздражающее влияние на центры приписывается и аноксемии. В последнее время есть ряд указаний на серьезные изменения в состоянии центральной и периферической нервной системы под влиянием аноксемии. Эти данные натолкнули А. М. Воробьева на мысль исследовать влияние аноксемии на хронаксию двигательных нервов. Оказалось, что при слабых степенях аноксемии наступает резкое укорочение, а при больших степенях — резкое удлинение хронаксии седалищного нерва у лягушки. Эти эффекты могут быть получены и после удаления больших полушарий (у таламических лягушек), но они исчезают после удаления таламической области. Дальнейший анализ показал, что они могут иметь место при разобщении соматических нервов и сохранении связи с мозгом за счет одних только симпатических волокон и отсутствуют в пределах испытанных условий, если перерезаны симпатические пути, но сохранены все соматические связи, совершенно так же как в опытах с раздражением таламической области кристаллом поваренной соли.

Однако в последние годы высказываются сомнения относительно того, каким образом действует углекислота (или связанная с ее накоплением повышенная концентрация водородных ионов), действует ли она непосредственно на центральные образования или же рефлекторно, раздражая какие-то периферические рецепторы. В частности, приписывают большую роль той своеобразной группе рецепторов, которая расположена в аорте и в области разветвления сонной артерии на внутреннюю и наружную ветви. В начальной части внутренней сонной артерии имеется расшире-

ние (sinus caroticus), переполненное специальными рецепторными аппаратами. К нему примыкает своеобразный орган — glomus caroticus, который долгое время считали эндокринным органом. В настоящее время выяснено (де Кастро), что он является клубком рецепторов, сплетенных капиллярными сосудами. Обе группы рецепторов связаны с центростремительными волокнами так называемого синусного нерва из состава языкоглоточного нерва (IX пары). Ряд авторов утверждает, что по этим волокнам проводятся импульсы, возникающие в sinus caroticus под влиянием механических изменений в сосудистой системе или в glomus caroticus под влиянием химических и физических (например, термических) сдвигов.

В настоящее время остается открытым вопрос: в каких именно случаях надо признать непосредственное центральное раздражение мозгового вещества и в каких — раздражение его с периферических внутрисосудистых рецепторов?

Если мы говорим о трофическом влиянии, о регуляции тех или иных сторон обмена веществ, то можно себе представить и регуляцию отдельных сторон жирового обмена, водного обмена. Господствующее учение до недавнего времени утверждало, что в центральной нервной системе мы должны представить себе нервные элементы, чувствительные к нарушению химизма крови, именно в отношении этих отдельных компонентов. Есть авторы, которые считают, что в области продолговатого мозга имеются центры сахарного обмена, жирового обмена, белкового обмена и т. д. Против этого учения выдвинут ряд веских возражений (А. А. Богомолец). В настоящее время это учение может претерпеть значительные изменения; легче представить себе наличие специальных чувствительных элементов в сосудистых стенках. Если вспомнить, что sinus caroticus и glomus caroticus иннервируются тем же n. glossopharyngeus, который иннервирует ротовую полость с ее хеморецепторами, то легко представить себе в этом сосудистом рефлексогенном поле различные рецепторные образования, которые будут реагировать на изменения химического состава крови. Это находит себе оправдание и в истории развития каротидного тельца.

Далее встает вопрос: есть ли доказательства тому, что адаптационно-трофические влияния могут быть вызваны рефлекторно со стороны каких-нибудь рецепторов?

В этом отношении мы располагаем большим старым материалом, свидетельствующим о том, что характерные влияния на сердце могут быть вызваны со стороны всей кожной поверхности и со стороны брюшных органов (опыт Гольца с ударом по кишечнику; опыты Энгельмана, который вызывал различные изменения функциональных свойств сердца, нанося качественно и количественно различные раздражения на поверхность кожи лягушки).

Орбели удалось показать, что повышение работоспособности утомленной мышцы, изменение порогов возбудимости мышцы, изменение хронаксии мышцы и двигательных нервов и ускорение окоченения могут быть вызваны рефлекторно, через симпатическую нервную систему, при нанесении самых умеренных обычных раздражений на кожную поверхность лягушки. В отношении теплокровных животных удалось также выяснить, что изменения в состоянии рецепторов, в состоянии центральной нервной системы могут быть вызваны рефлекторно и через спинной мозг и через таламическую область (Орбели).

Должны ли эти трофические рефлекторные влияния иметь обобщенный или локализованный характер?

В этом отношении имеются две возможности. С одной стороны, при наличии всей центральной нервной системы обеспечена возможность обобщенного воздействия. Симпатическая нервная система имеет универсальное распространение, и во всех тех случаях, когда tuber cinereum или спинной мозг в целом приведен в деятельное состояние, мы наблюдаем одновременно возникновение симпатических эффектов во всем теле. Этому способствует то, что симпатические волокна nn. splanchnici ведут к выбрасыванию в кровь адреналина, дающего общее действие на все органы симпатической иннервации. Но существует возможность передачи влияний по периферическим отделам симпатической системы помимо центральной нервной системы в силу того, что постганглионарные аксоны симпатической системы ветвятся и очень далеко раскидывают свои коллатерали. Тут мы наталкиваемся на целый ряд сегментарных связей, которые обеспечивают внутри каждого метамера тела взаимную связь кожных покровов, мускулатуры и определенных отрезков внутренних органов, эмбриологически связанных с данным метамером тела, за счет отростков одной и той же нервной клетки. В результате этого создается возможность даже после устранения всей центральной нервной системы получить внутрисегментарные отношения между кожными покровами, мышцами и внутренними органами. Можно думать, что и в нормальных условиях внутри метамеров такие трофические явления могут разыгрываться помимо участия центральной нервной системы. При определенных условиях мыслимы внутрисегментарные и моносегментарные влияния, которые приводят к наличию сегментарных трофических явлений. Недаром клиника чаще всего наталкивается на факт изолированного протекания трофических расстройств в тех или иных сегментах. Эта сегментарность может определяться, кроме ветвления отростков симпатической системы и взаимодействия органов, принадлежащих к одному метамеру, еще и тем, что заднекорешковые волокна, которые, по-видимому, тоже обладают определенным трофическим действием, имеют сегментарное распространение на периферии.



О ТРОФИЧЕСКИХ ФУНКЦИЯХ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

Товарищи, предметом моего доклада должно быть освещение трофических функций вегетативной нервной системы. Однако я должен от этого названия несколько отступить, потому что говорить о трофических функциях вообще, конечно, нельзя, это было бы неправильно.

Прежде всего разрешите определить понятие «трофические функции», как я его себе представляю. Дело в том, что трофическую функцию представляют себе очень различно и под это понятие подводят весьма различную группу явлений.

Можно понимать трофическую функцию в очень широком смысле слова, принимая во внимание все факты, свидетельствующие о том, что нервная система тем или иным способом осуществляет регуляцию питания тканей. Это будет широкое понимание, широкое толкование трофического действия. Так, например, если бы мы выяснили, что в каком-нибудь отделе тела, в каком-нибудь органе питание регулируется нервной системой через регуляцию кровотока при помощи сосудодвигательной иннервации, путем ограничения или усиления притока питательного материала, кислорода и т. д., то это можно было бы назвать трофическим действием. Но мне кажется более правильным вернуться к тому определению трофического действия, ради которого этот термин и был в свое время предложен.

Как вы знаете, понятие о трофическом действии нервной системы возникло в практической медицине, а не в экспериментальных науках. Клиника давно учла, что поражение определенных частей центральной или периферической нервной системы сопровождается известными расстройствами питания органов и тканей, которые могут принять характер очень тяжелых патологических процессов. И не мне учить вас — невропатологов и психиатров — тому, что подразумевается под различного рода трофическими поражениями суставов, костей и т. д. Уже давно создалось представление, что эти трофические влияния нервной системы осуществляются посредством особых, специфических нервных волокон, ведающих исключительно регуляцией питательных процессов. И вот это и есть основной предмет моего сегодняшнего доклада.

Как вам известно, мнения о наличии специфических волокон придерживались практические врачи до середины прошлого столетия, когда изучением вопроса занялись экспериментаторы — физиологи и патологи, когда был поставлен целый ряд специальных исследований, направленных на то, чтобы найти эти специфические нервные пути, управляющие регуляцией питания в тканях. Эти попытки экспериментаторов кончились

---

[1] Доклад на Съезде психиатров и невропатологов 30 декабря 1936 г. Публикуется впервые. (*Ред.*).

неудачей в том смысле, что такие специальные нервные волокна не были обнаружены. Мало того, имелся целый ряд фактов, который свидетельствовал о том, что так называемые трофические поражения обязаны своим происхождением многим другим, очень мощным факторам. Я считаю, что вопрос о наличии специальной трофической иннервации оказался «снятым» благодаря столкновению между успехами науки в различных ее направлениях.

Каждое новое открытие в науке до такой степени концентрирует вокруг себя внимание исследователя и приобретает такую большую значимость, что затемняет остальные факты. И мы нередко видим в науке, что под влиянием успеха в одном направлении исследователи не занимаются изучением других ее направлений. Так было и здесь — попытки найти трофическую иннервацию были предприняты в то время, когда науке удалось натолкнуться на существование сосудодвигательной иннервации, открыть значение чувствительности для сохранения целости тканей и найти существование микроорганизмов, выяснить их роль в развитии определенных болезненных процессов. И вот эти три момента: роль чувствительности, защищающей ткани организма от всевозможных травматических повреждений, роль инфекций и роль сосудодвигательной иннервации, регулирующей приток крови, дали такой богатый материал для объяснения трофических поражений, что истинно трофическая роль нервной системы, роль трофических волокон, оказалась затемненной. В результате возникло положение, что искать трофическую роль нервной системы и незачем.

Так было к началу нынешнего столетия. Помню, как на лекциях Ивана Петровича Павлова в 1900—1901 гг. в Военно-медицинской академии я от него слышал такое освещение вопроса: хотя клиника и выдвигала учение о трофической нервной системе, но физиология и экспериментальная патология не нашли доказательств и вопрос о наличии такой системы надо считать решенным в отрицательном смысле.

Но еще в 1886 г. И. П. Павлов у нас и Гаскелл в Англии выдвинули вопрос о трофической иннервации в совершенно особой форме. Изучая иннервацию сердца и механизм влияния экстракардиальных нервов на сердечную мышцу, они показали, что среди волокон, управляющих сердечной деятельностью, имеются такие, которые влияют на ритм, и такие, которые влияют на силу сердечных сокращений. Анализируя действие этих волокон, и Павлов, и Гаскелл пришли к одинаковым выводам совершенно независимо друг от друга. Они оба стали на ту точку зрения, что здесь идет речь о регуляции со стороны экстракардиального нерва всех жизненных свойств сердечной деятельности. Павлов говорил о жизненных свойствах, Гаскелл — о функциональных свойствах. Оба они пришли к заключению, что в основе этой регуляции функциональных или жизненных свойств лежит регуляция питания, т. е. и тот, и другой признали существование специфического трофического действия нервов на сердечную мышцу. Затем вопрос этот был ими обоими заброшен почти на 50 лет. И только в 1920—1921 гг. мы получаем, опять-таки одновременно от обоих, напоминание относительно трофической нервной системы.

И. П. Павлов, работая на протяжении нескольких десятков лет над органами пищеварительного тракта, натолкнулся на факт возникновения целого ряда болезненных проявлений у животных при наложении различных свищей или при иной оперативной процедуре. Под влиянием смещения внутренних органов возникали в определенных участках тела язвы, наблюдались параличи, нарушения обмена и т. д. Наблюдая эти отдаленные поражения, может быть рефлекторно вызванные, Павлов вспомнил

о трофической иннервации и стал интересоваться данным вопросом. В 1920 г. на заседании, посвященном проф. А. А. Нечаеву, он выступил с докладом о трофической иннервации.

В том же году Гаскелл, формулирует свое учение о непроизвольной трофической нервной системе, под которой он подразумевал то, что мы называем вегетативной, или автономной нервной системой. Иннервацию сердца он считает прекрасным примером этой трофической иннервации. Влияние симпатической и парасимпатической нервной системы не только на сердце, но и на целый ряд других тканей в организме можно рассматривать как трофическое действие на том основании, что функции органов совершаются автономно, самостоятельно, автоматически, непосредственно, а действие выходящих из центральной нервной системы нервных волокон вызывает только количественные изменения в ходе основного естественного процесса.

Вот этот род влияний Гаскелл и предложил называть трофическим влиянием нервной системы.

Совершенно на таком же примере и Иван Петрович иллюстрировал свою мысль о трофическом действии нервной системы. Он опять-таки вернулся к сердечной иннервации и показал, что она является характерным примером трофического действия.

Таким образом, обоими авторами понятию «трофическая иннервация» приданы совершенная ясность, четкость и определенность, обоими выделен определенный цикл явлений, которые нужно рассматривать как прямое трофическое действие. Этим, конечно, не исключается возможность влияния на питание тканей и через посредство других механизмов, например через регуляцию кровотока. Иван Петрович в своей классификации нервных проводников специально подчеркнул, что нужно предполагать троякого рода нервные влияния: во-первых, регуляцию через кровоснабжение, во-вторых, непосредственную регуляцию усвоения питательного материала тканями и, в-третьих, вызов функций. На основании этого Иван Петрович и предложил делить волокна на вазомоторные, трофические и функциональные.

И вот теперь перед нами встает вопрос: каким отделам нервной системы мы вправе приписывать трофические функции и нужно ли признать существование совершенно отдельных трофических нервов или же трофические функции присущи вообще всем нервам, в частности волокнам, вызывающим функцию, и, наконец, какова зависимость между отдельными представителями нервных волокон? В этом отношении я имею возможность предложить вашему вниманию некоторый материал, который, как мне кажется, дает основания для создания определенного взгляда на это дело.

В исследованиях, проведенных мною и рядом моих сотрудников, я исходил из двух основных предпосылок. Первой предпосылкой являлось учение Павлова и Гаскелла об истинной трофической роли нервной системы; второй предпосылкой являлось предположение, что внутри каждого организма можно встретить элементы, выполняющие однородные функции, но находящиеся на различных этапах своего исторического развития. Я исходил из эволюционной точки зрения, из представления о том, что животный организм, который мы изучаем, являет собой лишь определенную стадию эволюционного развития, что это развитие непрерывно продолжается, и что мы можем как в филогенезе, так и в онтогенезе обнаружить определенные пути функционального эволюционирования.

С этой точки зрения можно было предположить, что сократительные элементы в животном организме представлены целым рядом постепенно

совершенствующихся аппаратов. И действительно, в животном организме мы имеем недифференцированные сократительные элементы, гладкую мускулатуру, атипичную сердечную мышцу, типичную сердечную мышцу и, наконец, поперечнополосатую мускулатуру. Все это разновидности одной и той же сократительной ткани, достигшие в своем эволюционном развитии различных ступеней. Наиболее далеко ушедшей нужно считать поперечнополосатую скелетную мускулатуру.

Можно было предположить, что и иннервационные аппараты, т. е. аппараты, которые со стороны центральной нервной системы воздействуют на сократительные элементы, не безразличны к ходу их функционального совершенствования и в свою очередь могут представлять различные стадии эволюционного процесса. Если стать на эту точку зрения, то можно нарисовать себе такую картину.

Функция сократительной ткани на некоторых этапах ее развития даже у высокоразвитых организмов происходит самостоятельно, автоматически. Существенно важным моментом является подчинение автоматически работающих органов центральной нервной системе. Причем здесь мы улавливаем две фазы: фазу регуляции автоматически протекающего процесса и фазу исключения автоматизма с полным подчинением органов действию центральной нервной системы. Так, гладкая мускулатура работает автоматически, но подчинена регулирующему влиянию нервной системы. Точно так же и сердечная мышца подчинена только регулирующему действию нервной системы. А поперечнополосатая скелетная мускулатура никакого автоматизма в нормальных условиях не обнаруживает, функционирует под влиянием двигательных нервов, приносящих импульсы из центральной нервной системы. И вот оказывается, что если вы перерезаете моторный нерв, то поперечнополосатая мускулатура через несколько дней приобретает новые свойства: теперь она способна давать фибрилляции и проделывать более или менее сильные сокращения под влиянием среды. Освободившись из-под контроля моторной иннервации, она начинает проявлять свойства, которые ее приближают к гладкой и сердечной мускулатуре.

Аналогичные явления обнаруживаются и в железистом аппарате. Если взять железы пищеварительного тракта, то там можно наблюдать следующую картину. У низших форм животных организмов совершается непрерывная работа пищеварительных желез, которая под влиянием пищевых раздражителей начинает укладываться в какие-то определенные рамки. Пищевые раздражители сначала затормаживают работу желез. У собак и, вероятно, у человека имеются определенные железистые аппараты, которые работают вне зависимости от центральной нервной системы. Так, кишечные железы работают под влиянием местных раздражителей. Затем такие представители желез, как желудочные и поджелудочная железа, имеют нервный прибор, в известной мере получают толчки к работе со стороны нервной системы, но все еще в значительной степени остаются под влиянием гуморальных факторов. И, наконец, в слюнных железах значение этих химических раздражителей сведено к нулю. Слюнные железы работают под влиянием нервного импульса, исключительно рефлекторно. Но достаточно перерезать секреторный нерв слюнной железы, чтобы через двое суток началась так называемая паралитическая секреция, которая, под влиянием определенных химических раздражителей может быть усилена в большей или меньшей степени.

Таким образом, мы видим, что в организме существуют однородные органы, однородные ткани, которые характеризуются, однако, различными функциональными особенностями и в различной степени подчи-

нены нервным влияниям, нервной регуляции. Мы наблюдаем определенные переходы, обнаруживаем, что нервная система, врываясь в деятельность органов, сначала только количественно усиливает или ослабляет их автоматическую работу, затем ликвидирует начальную форму автоматизма, непосредственную зависимость от среды и, наконец, вступает в полное владение органом и подчиняет его своему влиянию. Если мы встанем на эту точку зрения, то сможем представить себе существование той трофической иннервации, о которой говорили Павлов и Гаскелл, будучи уверенными, что в этом не будет, с одной стороны, ничего мистического, а с другой — ничего такого, что противоречило бы основным физиологическим фактам. И, наконец, мы найдем в этом ряде явления, которые позволят нам всю историю развития функций организма рассматривать с единой точки зрения.

Нам посчастливилось доказать, что в поперечнополосатой мускулатуре нашего организма имеется двоякого рода иннервация. Наряду с теми моторными нервами, которые вызывают мышцу к деятельности, существует еще иннервация со стороны симпатической нервной системы. В морфологии эта иннервация не вполне доказана: одни морфологи признают симпатическую иннервацию поперечнополосатых мышц, другие — не признают ее.

Что касается чисто физиологической стороны этого вопроса, то я позволю себе утверждать, что физиология несомненно свидетельствует о том, что специфическая иннервация оказывает свое влияние на поперечнополосатые мышцы, причем влияние именно такого порядка, какое оказывают на сердечную мышцу экстракардиальные нервы. Мы имеем доказательства того, что симпатические волокна изменяют порог возбудимости и хронаксию скелетной мышцы и двигательных нервов, повышают силу сокращений, увеличивают работоспособность мышц и т. д., т. е. вызывают все те функциональные изменения, которые оказывает нервный прибор и на сердечную мышцу. Этот ряд явлений я позволил себе назвать адаптационным влиянием нервной системы. Я не говорил сначала о трофическом воздействии потому, что под трофикой мы подразумеваем влияние на питание органов. Тогда имелось в виду лишь влияние на функциональные свойства и это влияние нужно было как-то обозначить. С течением времени нам удалось доказать, что под влиянием симпатических нервных волокон в скелетной мышце происходят определенные трофические изменения. Интересно, что под влиянием симпатической нервной системы меняется электропроводность тканей, меняются ее основные физико-химические свойства.

Кроме того, было обнаружено, что меняются количественный ход химических процессов, степень забуференности тканей и т. д. Одним словом, был найден целый ряд доказательств тому, что в основе функциональных изменений, вызываемых симпатической системой, лежит изменение основных физико-химических свойств тканей.

Таким образом, на примере скелетной мышцы и ее нормальной деятельности нам удалось установить наличие тех нервных влияний, которые можно назвать трофическими влияниями в истинном смысле этого слова. Отсюда легче было сделать переход к другим тканям. И то, что было допущено в отношении сердца, сначала было доказано на поперечнополосатой мускулатуре, а потом подтверждено на сердце.

Еще Гаскелл пытался при помощи отведения токов от сердечной мышцы показать трофическую роль нервов и нашел, что под влиянием симпатического и блуждающего нервов в сердечной мышце наступают противоположные электрические явления. Но данные Гаскелла не нашли

подтверждения в других работах и были оставлены. Первое точное подтверждение им представил А. Ф. Самойлов.

В недавнее время мои сотрудники установили, что под влиянием раздражения симпатических и парасимпатических нервов в сердечной мышце происходят такие изменения электрических потенциалов и электропроводности, какие ранее были установлены на скелетных мышцах. Следовательно, процесс совершенно одинаков.

На основании всего изложенного я позволю себе сейчас утверждать, что прямое трофическое действие нервных волокон на мышцы, сердечную и скелетную, является совершенно твердо установленным. Мы вправе рассматривать это трофическое влияние как одну из первых и притом наиболее общую форму влияния нервной системы на ткани. Следовательно, особенностью является наличие функциональной иннервации, такой иннервации, которая вызывает непосредственно функцию органов. Следовательно, более молодой, более высокой, более совершенной формой иннервации является иннервация функциональная; трофическая же является иннервацией основной, присущей всем без исключения тканям нашего организма. И, следовательно, для отыскания трофической иннервации гораздо целесообразнее и выгоднее обратиться не к чисто патологическим процессам, в которых картина прямого трофического действия затенена целым рядом других весьма могучих факторов, а к изучению нормальных функций организма, где эти осложняющие факторы отсутствуют.

Второе положение, на котором я хочу остановить ваше внимание, заключается в следующем. На основании приведенных выше примеров можно нарисовать себе определенную картину общего развития нервной системы, картину постепенного перехода от одного иннервационного типа к другому. Не следует считать, что трофическая иннервация и иннервация функциональная это два абсолютно расчлененных, абсолютно раздельных ряда нервных систем, ничего общего между собой не имеющих. Как раз наоборот. Мы знаем целый ряд фактов, которые свидетельствуют, что именно функциональная моторная иннервация тоже обладает известной трофической функцией. И ее трофическая роль была нам известна раньше, чем была доказана трофическая роль вегетативной нервной системы. Напомню невропатологам картину параличей, связанных с поражениями двигательной системы. Они всегда сопровождаются перерождением мышц.

И чувствительные заднекорешковые волокна обладают трофической функцией, а их заболевания сопровождаются рядом трофических поражений на периферии.

Что это случайное явление? Нет, в настоящее время мы имеем доказательства, недавно полученные в моей лаборатории В. Р. Сониным, что раздражение периферических концов задних корешков на основе антидромных воздействий может дать не только вазодилатацию, но еще целый ряд изменений в поперечнополосатых мышцах и в коже и следовательно, со стороны заднекорешковых волокон мы можем представить себе тоже определенные изменения в тканях.

Из изложенного ясно, что трофические влияния присущи не только вегетативным, но и соматическим и чувствительным волокнам. Трофическое действие оказывают все виды волокон, а функциональное действие присуще двигательным волокнам и секреторным волокнам слюнной железы.

Таким образом, в многовековом процессе эволюции происходит постепенное превращение волокон и изменение отношений между нервными

волокнами и элементами рабочих аппаратов. Причем происходит все большее углубление влияния нервной системы, которое начинается с регулирования питательного процесса и функциональных свойств и переходит в почти полное подчинение нервной системе всех проявлений деятельности. На основании этого можно было предположить, что если когда-либо сердцу придется лишиться автоматизма и стать в полное подчинение центральной нервной системе, то двигательным нервом его будет не симпатикус, а вагус. Эта мысль была высказана мною несколько лет назад в форме полушутливого предсказания. В настоящее время у нас имеется основание думать, что это предсказание можно рассматривать как правильное освещение пути функциональной эволюции нервной системы.

В поперечнополосатой мышце, где мы имеем дело с истинной моторной иннервацией, с чистейшими представителями центральной иннервации, теперь обнаруживается общность механизмов передачи возбуждения с другими иннервационными приборами.

Сейчас у нас есть бесспорные доказательства того, что передача возбуждения с нервных волокон на эффекторные органы осуществляется с помощью медиаторов; в одних волокнах — через посредство ацетилхолиноподобных веществ, в других — через адреналиноподобные вещества. Вагус, секреторные нервы слюнных желез — все это приборы, которые передают возбуждение на эффекторные органы с помощью ацетилхолина. И вот мы стоим перед фактом, что в поперечнополосатой мышце доказана симпатическая иннервация. Наряду с этим мы имеем в скелетной мускулатуре целый ряд отдельных представителей мышечных волокон, вызывающих разного рода сокращения, причем передача возбуждения на них с двигательного нерва осуществляется при помощи ацетилхолина. Таким образом, моторные волокна скелетных мышц представляют собой по характеру медиатора такие же волокна, как и волокна парасимпатической системы. Это является, как мне кажется, одним из подтверждений той мысли, что в процессе развития именно холинэргические волокна претерпевают самые большие изменения, что они через этап адаптационно-трофического влияния переходят к этапу влияния функционального, что моторную иннервацию поперечнополосатых мышц, быть может, нужно рассматривать как высший этап превращения бывшей парасимпатической иннервации.

Я хочу только обратить ваше внимание на то обстоятельство, что при таком подходе к предмету, при рассмотрении вопроса с эволюционной точки зрения мы можем осветить целый ряд противоречий, которые существуют в наших представлениях о нервной системе. Этот подход дает возможность уложить весь фактический материал в единую концепцию, основанную на постепенном историческом развитии нервной системы и эффекторных аппаратов.



ЭФФЕКТЫ РАЗДРАЖЕНИЯ МОЗЖЕЧКА[1]

Анатомические данные могут дать некоторое общее представление о роли мозжечка в центральной нервной системе. Наличие в нем клеток сенсорных, связанных с церебеллопетальными путями, и моторных, посылающих аксоны в моторные отделы, указывает по крайней мере на то, что мозжечок не есть исключительно двигательный или сенсорный аппарат, но аппарат, воспринимающий раздражения и посылающий двигательные импульсы. Иными словами, мы должны считать мозжечок рефлекторным аппаратом. Здесь будет уместно еще раз подчеркнуть, что мозжечок тесно связан с разными отделами центральной нервной системы: со спинным мозгом, вестибулярным аппаратом, n. motorius tegmenti, таламостриарным аппаратом и большими полушариями головного мозга.

Во всех направлениях мы видим как центробежные, так и центростремительные пути, что создает громадную возможность для самых разнообразных и чрезвычайно сложных взаимодействий. Наконец, нельзя не отметить, что, с одной стороны, нет ни одного рефлекса, который не мог бы осуществиться без участия мозжечка, с другой стороны, мозжечок принимает участие в осуществлении громадного большинства рефлексов (все двигательные реакции, лабиринтные рефлексы и т. д.).

В чем же состоит функция мозжечка? Есть ли в нем специальные центры или же он функционирует как одно целое?

Лючиани и Шеррингтон придерживаются последней точки зрения, различая в нем лишь две половины. Любая часть мозжечка может заменить, с их точки зрения, другую его часть. Нужно сказать, что гистологическое изучение мозжечка в значительной степени поддерживает эту теорию. В нашей работе мы специально не занимались проблемой локализации, но все же полученные нами данные скорее подтверждают теорию о функционировании мозжечка как одного целого. Болк (Bolk, 1902) и Барани (Barany, 1913) считают, что отдельные морфологические единицы мозжечка управляют специальными мышечными группами. Росси (Rossi, 1921) и Миллер (Miller, 1926) находят в отдельных частях мозжечка преимущественное представительство различных мышечных областей. По этому вопросу, как видно из сказанного, не достигнуто согласия. Больше того, между авторами, стоящими на точке зрения специальной локализации, также нет единства в отношении расположения центров.

Вопросом о функции мозжечка с давних пор занимался ряд исследователей: Роландо, Флуренс, Мажанди, Вир Митчел, Ферье, Лючиани, Шеррингтон, Хорсли, Бабинский, Мейер, Холмс, Ван-Рийнберк, Тен-Катэ, Дюссер де Баренн, Росси, Ингвар, Бремер, Магнус, Радемакер, Миллер

---

[1] В соавторстве с А. М. Зимкиной. Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 6, 1932, стр. 557. (*Ред.*).

и др. Несмотря на это, ряд разногласий между исследователями существует и до настоящего времени, что объясняется необычайной сложностью вопроса. Современные данные о роли мозжечка базируются на физиологическом эксперименте, поставленном на основе раздражения мозжечка или его экстирпации, на клинических данных и на анатомии этого органа. В настоящей работе мы остановимся только на опытах, связанных с раздражением мозжечка.

Первые работы с раздражением мозжечка были поставлены Ферье (Ferrier, 1876). В качестве раздражителя Ферье применял электрический ток и получал движения глаз, головы и конечностей. К сожалению, он пользовался очень сильным током, что легко могло создать петли тока; к полученным им данным надо отнестись с большой осторожностью. В 1893 г. появляются работы Лючиани. Заслуга его заключается в том, что в своей монографии он резко подчеркнул разницу между явлениями выпадения и раздражения; именно раздражением он объяснял непосредственно следующие за операцией изменения. Позднее, в своих лекциях (1905 г.) он пытается объяснить явления, наблюдающиеся в первые дни после экстирпации мозжечка, не влияниями раздражения, так картинно им ранее описанными, а снятием тормозов с нижележащих отделов центральной нервной системы. Однако опыты других авторов в более позднее время подтверждают его первоначальное толкование. В 1908 г. была опубликована работа Хорсли и Кларка (Horsley a. Clarke, 1908), работавших с электрическим раздражением мозжечка токами пороговой силы. Они получали тонические движения, которые относили целиком за счет раздражения ядер мозжечка. Ротман (Rothmann, 1910, 1913) наблюдал при раздражении задней части мозжечка у собак и кошек поднятие передней ноги, аддукцию и сгибание задней ноги. При раздражении crus II он получал приведение и сгибание задней конечности, а при раздражении crus I — флексию передней. В его опытах вообще преобладают приведение и сгибание конечностей, передние конечности отвечают чаще на раздражение, чем задние. Гольдштейн (Goldstein, 1927) пытается это явление объяснить тем, что движения сгибания и приведения находятся на службе главным образом произвольных движений; наоборот, отведение и разгибание играют главную роль при выполнении автоматических движений. Мы же знаем из эволюции мозжечка, из клинических наблюдений над больными и из экспериментальных работ с экстирпациями, какую большую роль мозжечок играет при выполнении координированных произвольных движений. Говорить о локализации на основании работ Ротмана трудно; почти со всех участков мозжечка он получал движения передней (или обеих передних) и, иногда, задней лапы.

Грекер (1911) также при электрическом раздражении латерально от средней линии различных отделов мозжечка собаки наблюдал движение головы и туловища в одноименную сторону, после прекращения раздражения — в противоположную; иногда к этим движениям присоединялись движения глаз. Раздражение червя по средней линии вызывало повышение экстензорного тонуса с последующим его расслаблением.

Дюссер де Баренн (Dusser de Barenne, 1922) вызывал сгибание и приведение конечностей с краниального отдела crus II lob. ansiformis Bolk; такой же эффект наблюдался и при раздражении crus I. Дюссер де Баренн в согласии с Хорсли и Кларком относит этот эффект за счет раздражения ядер; при удалении коры, при непосредственном раздражении ядер получался тот же эффект.

Бэк и Байкелс (Beck a. Bikeles, 1927) определяли пороги раздражения мозжечка, получали различные двигательные реакции, затем охлаждали

или кокаинизировали кору и при том же пороге наблюдали прежнюю реакцию. Отсюда они делали вывод, что кора невозбудима для электрических раздражений и что ответная реакция вызывается с ядерного вещества.

Миллер и Лаутон (Miller a. Laughton, 1928) получали миограммы антагонистических мышечных групп передней и задней конечностей на децеребрированных кошках. В качестве раздражителя применялся униполярный фарадический ток. Во время раздражения n. dentatus они наблюдали повышение тонуса m. biceps brachii и m. tibialis ant. одновременно с понижением тонуса caput laterale m. triceps brachii и m. gastrocnemius soleus. После прекращения раздражения наблюдалась обратная картина — rebound. То же происходило при раздражении других ядер, причем реакция с последних была выражена еще интенсивнее. Участие в реакции передней и задней конечностей подчинялось принципу реципрокной иннервации. Авторы считают, — что подчеркивает и Миллер в своей обзорной статье (Miller, 1926), — что двигательные и тормозные эффекты с мозжечка обязаны своим происхождением ядрам.

Бремер (Bremer, 1922), наблюдавший децеребрационную ригидность у таламических голубей, видел, подобно Миллеру и Лаутону, понижение экстензорного тонуса, но без активного участия флексоров. В 1927 г. появилась работа Муссена (Mussen); последний ставил опыты при помощи стереотактического прибора Хорсли и Кларка на кошках и обезьянах. В противоположность другим авторам, он приписывает полученные эффекты раздражению самой коры. При этом он нашел ряд областей, с которых можно было закономерно вызывать движения какой-либо определенной группы мышц. В ответную реакцию вовлекались главным образом глазные мышцы, глотательные, мимические, мышцы плеча, шеи, уха. При раздражении lob. paramedianus он получал движения конечностей. Данные Муссена нуждаются в проверке.

Интересны работы Хошино(Hoshino, 1921), который локализирует центр для движения глаз и передней части lob. paramedianus. Движения глаз не зависят ни от положения головы, ни от участия лабиринта в ответной реакции. Во время раздражения глаза поворачиваются в сторону раздражения, после снятия электродов они возвращаются в исходное положение. Таким образом, речь идет не о нистагме, а о вполне определенном тоническом движении глаз. Хошино, кроме того, установил, что нистагм, вызванный раздражением вестибулярного аппарата, усиливается при одновременном раздражении мозжечка. Феррье, Баренн и Хорсли и Кларк также наблюдали движения глаз в сторону раздражения с поворотом их в противоположную сторону после снятия электродов, а Гитциг это отмечал при механическом раздражении мозжечка. Становится очевидным, что мозжечок принимает участие в двигательной реакции любой мышечной группы. Одни авторы больше внимания уделяют движениям конечностей и туловища, другие останавливаются главным образом на движении глаз и головы, причем у них из поля зрения ускользают движения конечностей.

В опытах на децеребрированных животных раздражение мозжечка всегда характеризуется снижением децеребрационной ригидности. Этот факт был установлен Хорсли и Левенталем, затем подтвержден Шеррингтоном, Миллером и Бантингом, Коббом, Бейли и Гольцем и, наконец, Бремером.

Первые опыты с химическим раздражением мозжечка были поставлены Пагано (Pagano, 1902), который впрыскивал кураре в вещество мозжечка и получал различные двигательные эффекты. Он считал, что

реакция наступает в силу раздражения коры, но, вероятно, ее нужно приписать раздражению ядер. Симазоно (Simazono, 1912) и позже Симонелли (Simonelli, 1914) наблюдали изменения тонуса при наложении на кору мозжечка ватки, смоченной 1%-м раствором стрихнина. Наконец, Камис (Camis, 1919, 1922), впрыскивая в вещество мозжечка 1%-й раствор никотина, получал расширение зрачков и сильную двигательную реакцию. Последняя может объясняться сравнительно большой дозой введенного вещества, что могло вызвать как механическое, так и химическое раздражение окружающих частей.

Движения, полученные при раздражении мозжечка, в противоположность движениям, вызываемым с окружающих частей, отличаются медленным тоническим характером и длительным латентным периодом. По данным Маргарии (Margaria, 1926), эти движения не сопровождаются токами действия. Кен Куре также наблюдал тонические движения, вызванные раздражениями червя и не сопровождающиеся токами действия.

При половинной экстирпации мозжечка Кен Куре (Kuré u. a. 1922, 1923, 1925) и его сотрудники получали понижение тонуса на соответствующей стороне и вместе с этим всегда наблюдали уменьшение содержания креатинина в соответствующих мышечных группах. Коленный рефлекс был сильно уменьшен. Впрыскивание адреналина снова возвращало его к норме. Как известно, адреналин считается симпатомиметическим ядом. Эти данные позволяли уже говорить о наличии симпатических элементов в мозжечке. Кроме того, Кен Куре отметил, что после удаления g. stellatum с шейным симпатикусом движений шеи и плеча больше не удавалось получить; после удаления симпатической цепочки движения задней конечности, вызванные электрическим раздражением мозжечка, делаются гораздо слабее. На основании этих данных Кен Куре делает вывод, что мозжечок представляет собой регуляторный центр для симпатического мышечного тонуса. Камис независимо от Кен Куре пришел к аналогичному заключению.

За последнее время работы А. Н. Крестовникова дают новое подтверждение этого взгляда. При половинной экстирпации мозжечка Крестовников получал ряд изменений в мышцах: понижение возбудимости, понижение тонуса, появление волнообразного тетануса на оперированной стороне при раздражении pl. brachialis вместо обычного сливного тетануса. Отсюда он делает вывод, что вследствие выпадения влияния мозжечка на мускулатуру, произошли изменения в самой мышечной ткани. Подобное влияние мозжечка может рассматриваться как трофическое влияние на мышечную ткань и, быть может, должно быть поставлено в связь с данными Л. А. Орбели о влиянии симпатической нервной системы.

Наконец, ряд самых разнообразных фактов подтверждает роль мозжечка как симпатического центра. Дрезель и Леви (Dresel u. Loewy, 1924) нашли, что раздражение мозжечка вызывает гипергликемию и повышение кровяного давления. Влияние на сосудистый тонус обнаружено также в опытах А. А. Михельсон и В. В. Тихальской (1933). Влияние мозжечка как вегетативного центра отчетливо видно из опытов Папилиана и Кручеану (Papilian et Crucéanu, 1925), причем особенно демонстративны и ярки изменения глазо-сердечного и глазо-респираторного рефлексов у собак. Давление на глазное яблоко у животного с глубокой перерезкой червя вызывает гораздо более резкое замедление сердечной деятельности и дыхания, чем у того же животного в норме. Не останавливаясь на других примерах, можно все же с достаточной уверенностью

утверждать несомненную тесную связь мозжечка с симпатической нервной системой.

Представление Бремера, Рийнберка и других о мозжечке как об органе, создающем в каждый данный момент оптимальный тонус во всех мышечных группах, с одной стороны, тот факт, что любой рефлекс может осуществиться и без участия мозжечка, с другой, и, наконец, представление о симпатической нервной системе как о системе адаптационной заставили нас обратить особое внимание на симпатические эффекты, получаемые при раздражении мозжечка.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Настоящая работа была предпринята ввиду противоречивых результатов, полученных разными авторами по вопросу об эффектах раздражения мозжечка и локализации функций в нем. Целью нашего исследования было также и выяснение взаимоотношений мозжечка с симпатической нервной системой.

Были поставлены две серии опытов.

I серия, заключавшая в себе 24 опыта, была поставлена на децеребрированных кошках (опыты, в которых животное погибло сразу после операции, не считались). Разрез производился по передней границе четверохолмия. В некоторых опытах оставался небольшой участок thalamus, в одном случае — оба pulvinar и часть corp. striatum.

II серия заключала в себе 8 опытов, поставленных на собаках без предварительной децеребрации их. В этой серии отчетливо выступила связь между раздражением поверхности мозжечка и появлением симпатического эффекта.

I серия. Опыты на децеребрированных животных

У кошки под эфирным наркозом перевязывались обе сонные артерии и производилась децеребрация по передней границе четверохолмия, т. е. полное обнажение мозжечка. Операция продолжалась от 17 до 25 мин. Кровотечение обычно бывало незначительное. После операции животное оставлялось на 15—20 мин. в покое; по истечении этого времени применялось раздражение мозжечка. Животное во время раздражения лежало на боку или на животе, либо подвешивалось в лямки. Таким образом, имелась возможность наблюдать двигательные реакции животного в самых различных его положениях. В качестве раздражителя в громадном большинстве случаев служил электрический ток, источником которого являлся или двухвольтовый аккумулятор, или пара сухих элементов, по 1.5 v каждый, включенных в первичную цепь индукционного аппарата Дю Буа Реймона. Расстояние первичной катушки от вторичной подбиралось каждый раз с таким расчетом, чтобы сила тока была чуть выше пороговой. В среднем оно соответствовало 10 см; указанной силы ток слабо ощущался языком. Длительность применения раздражения колебалась в пределах 15—30 сек. Менее длительные раздражения эффекта не вызывали совсем или же вызывали слабую, очень кратковременную реакцию.

После децеребрации во всех опытах имела место резкая ригидность конечностей; часто наблюдался опистотонус. Децеребрационная ригидность резче бывала выражена на передних, чем на задних конечностях; на последних она иногда вовсе отсутствовала. Задние конечности часто находились в состоянии сильного флексорного тонуса, передние — всегда в со-

стоянии повышенного экстензорного тонуса. В течение опыта степень ригидности конечностей изменялась: иногда к концу эксперимента она постепенно снижалась, иногда, наоборот, повышалась. В ряде опытов она менялась волнообразно: то повышаясь, то ослабевая. Как мы увидим из дальнейшего, эти изменения тонуса могут быть поставлены в связь с раздражением мозжечка. Наконец, в некоторых опытах после децеребрации наряду с децеребрационной ригидностью наблюдался и пластический тонус.

В течение первых 20—30 мин. после операции двигательного эффекта получить не удавалось; приходилось ждать 50 мин., иногда даже 1 час, чтобы шоковые явления улеглись.

Электрическим раздражением мозжечка удавалось вызвать самые различные движения. В большинстве случаев реагировали передние лапы, задние — реже. Кроме того, наблюдались движения хвоста, туловища, головы, а в некоторых случаях — сокращения мимических мышц и движение усов, однако мы не можем с уверенностью отнести их к результатам раздражения самого мозжечка.

Все движения, получавшиеся при раздражении мозжечка, отличались длительным латентным периодом и имели медленный тонический характер. Возникая спустя 8, 10 или 12 сек. после начала раздражения, они не прерывались тотчас после прекращения раздражения, а продолжались еще в течение многих секунд, иногда даже минут. Все движения, возникавшие при раздражении окружающих частей мозга (четверохолмие, corp. restiforme, dura mater, продолговатый мозг), носили совершенно другой характер. Они возникали сразу после начала раздражения и имели отрывистый, быстрый, клонический характер. Тип движений в первом и во втором случаях настолько различен, что разница бросается в глаза даже неопытному наблюдателю.

Двигательные реакции, полученные при раздражении мозжечка, были чрезвычайно разнообразными — начиная от самых простых и кончая чрезвычайно сложными, координированными движениями всех четырех конечностей и туловища. В начале опыта преобладали простые движения в каком-нибудь одном суставе. По мере повторения раздражения движение усложнялось, в реакцию вовлекались различные группы мышц, обслуживающие разные суставы и даже разные конечности. Движение становилось не только интенсивнее, но и приобретало более разлитой характер. Это в одинаковой мере было справедливо как для раздражений, падающих на один участок, так и для раздражений, падающих на разные участки.

Опыт 1. 3 XI 1930

Раздражение № 1 (червь) — легкое движение в голеностопном суставе.
» № 3 (червь) — сгибание правой передней лапы и разгибание левой задней лапы.
» № 21 (червь) — сгибание левой передней лапы, разгибание левой задней лапы и последующее разгибание правой задней лапы.
» № 26 (червь) — сгибание (очень сильное) передних лап и задней лапы.

Некоторые двигательные реакции, полученные в наших опытах, были чрезвычайно сложными. Часто наблюдалось движение, названное нами по примеру других авторов, его отмечавших, «salut militaire». Оно состоит в том, что одна или две передние лапы сгибаются в плечевом и локтевом суставах, лапа поворачивается внутри и кисть с растопыренными пальцами поднимается к голове или к ушам. Иногда происходит

длительное застывание в таком положении (опыты 14 и 18), иногда движение ритмически повторяется. Это особенно ярко было выражено в опытах 12 и 13, а также в вышеприведенном опыте 18. В первых двух опытах были оставлены значительные участки thalamus; в опыте 18 линия разреза была проведена по передней границе четверохолмия.

Опыт 12. 24 I 1931

Раздражение № 4 (червь) — медленно подняла правую переднюю лапу. Хвост поднят. Когти выпущены на всех четырех лапах. На правой лапе начались различные движения, сперва в дистальных частях, затем перешедшие в ритмическое salut militaire.
» № 7 (червь) — несколько раз правой передней лапой ритмические движения salut militaire.
» № 8 (червь) — ритмические salut militaire обеими передними лапами.
» № 9 (червь) — salut militaire обеими передними лапами. Надолго застыла в таком положении.

Опыт 13. 4 II 1931

Раздражение № 1 (червь) — salut militaire обеими передними лапами (однократное).
» № 2 (червь)
» № 3 (червь) } salut militaire ритмически.
» № 4 (червь)

Другим примером сложного движения может служить «движение для драки»: кошка с силой выбрасывает вперед одну или обе передние лапы с растопыренными пальцами и выпущенными когтями.

В некоторых опытах под влиянием раздражения мозжечка мы видели появление агрессивных царапающих движений, продолжавшихся после прекращения раздражения в течение 2—3 мин. Кисть в это время согнута, пальцы растопырены, когти выпущены, голова опущена вниз. Когти с такой силой впиваются в коврик, положенный на станок, чтобы кошка не скользила, что поднимают его наверх или увлекают вперед в зависимости от направления движения. Лапа при этом часто становится на тыл и остается в таком положении вплоть до внешнего вмешательства. Другого типа движение — грациозное «движение для игры»: слегка согнув конечность в локтевом суставе и разогнув в лучезапястном, кошка делает мягкие ритмические движения, подобные тем, которые делает нормальная кошка, играя с мышью.

При обработке материала, а также во время эксперимента бросается в глаза, что каждый опыт имеет свой своеобразный характер: в каждом опыте повторяется преимущественно какое-нибудь одно движение, участвует в реакции преимущественно какая-нибудь одна определенная или две определенные конечности, независимо от места приложения электродов. Можно сказать, что каждый опыт имеет свою установку. Например, в опыте № 26 в ответ на раздражение, применявшееся к любому участку мозжечка, кошка во время раздражения сгибала левую лапу, после прекращения раздражения вытягивала ее. Во многих опытах основными движениями были, как мы уже видели в опыте 12, сложные движения: salut militaire, движения для драки и т. д. Иногда отмечалось стереотипно повторявшееся движение несколькими конечностями, в некоторых случаях — ритмическое сгибание и разгибание всех конечностей одновременно, в других — ритмические чередующиеся движения ходьбы.

Опыт 26. 14 V 1931

Раздражение № 2 (червь слева) — сгибание, затем разгибание левой передней лапы.
» № 3 (червь справа) — сгибание, затем разгибание левой передней лапы.
» № 4 (червь слева) — очень сильное сгибание, затем разгибание и супинация левой передней лапы.
» № 6 (левое полушарие) — движение левой передней лапы.
» № 7 (правое полушарие) — медленное сгибание, а затем разгибание левой передней лапы и обеих задних.

Многократное раздражение разных участков — поднимание левой лапы.

Опыт 9. 29 XII 1930

Раздражение № 5 (передняя часть червя справа)
» № 6 (передняя часть червя справа)
» № 7 (левая часть червя)
» № 9 (передняя часть червя)
» № 10 (передняя часть червя)
» № 11 (верхушка червя)
} сгибание всех четырех конечностей.
» № 12 (правое полушарие) — сгибание обеих передних конечностей и разгибание задних.
» № 14 (передняя часть червя)
» № 16 (червь справа)
» № 17 (червь слева)
} сгибание всех четырех конечностей.

До конца опыта в ответ на раздражение кошка сгибала две или все четыре конечности, независимо от места приложения электродов.

Опыт 14. 4 II 1931

Раздражение № 2 (передняя часть червя)
» № 3 (правое полушарие)
» № 4 (верхушка червя)
» № 7 (верхушка червя)
» № 8 (верхушка червя)
» № 10 (верхушка червя)
» № 14 (задняя часть червя)
» № 15 (левое полушарие)
» № 20 (задняя часть червя)
» № 21 (граница левого полушария и червя)
} ритмическое движение ходьбы в обеих передних лапах.

В течение всего опыта преобладали ритмические движения ходьбы, иногда сменявшиеся salut militaire.

Несмотря на значительные различия в реакции на раздражение, в течение различных опытов все же можно установить некоторые закономерности в этой реакции. При раздражении правой половины мозжечка чаще и сильнее реагирует правая конечность, но в реакцию бывает вовлечена в большей или меньшей степени и левая. Во многих случаях на этой почве происходит как бы борьба двух доминант. Например, после повторного раздражения левого полушария, на которое каждый раз отвечает левая лапа, в ответ на однократное раздражение правого полушария отвечает та же левая лапа; после повторного раздражения правого полушария начинают отвечать одновременно обе лапы, затем постепенно ослабевает реакция левой лапы, и, наконец, реагирует только правая лапа.

Опыт 31. 12 VI 1931

Раздражение № 2 (правое полушарие) — движение правой передней лапы.
» № 3 (правое полушарие) — движение правой передней лапы, но сильнее выраженное.
» № 4 (задняя часть червя) — поднимание обеих передних лап.
» № 5 (правое полушарие) — сгибание правой передней лапы.
» № 6 (правое полушарие) — сгибание правой передней лапы и подтя-

гивание правой задней лапы, после прекращения раздражения экстензия обеих правых лап.
» № 7 (левое полушарие) — сгибание правой лапы.
» № 8 (левое полушарие) — сгибание правой передней и правой задней лап, затем экстензия их.
» № 9 (левое полушарие) — сгибание обеих правых лап и небольшое движение левой лапы.
» № 10 (левое полушарие) — сгибание левой передней лапы, легкое движение правой передней лапы.
» № 11 (левое полушарие) — сильное сгибание обеих левых лап.
» № 12 (правое полушарие) — сгибание обеих левых лап.

В других опытах мы часто видели, что после какого-нибудь одностороннего раздражения мозжечка сперва вступает в реакцию одна конечность, участвовавшая в предыдущей реакции, затем присоединяется к ответной реакции противоположная конечность (конечность стороны, соответствующей месту приложения электродов), причем она дает более сильную реакцию.

Раздражение мозжечка вызывает в преобладающем большинстве случаев сгибание одной или нескольких конечностей в момент раздражения. После прекращения раздражения в согнутой конечности медленно развивается экстензия — rebound. Но и во время раздражения иногда приходится наблюдать одновременно флексию одной конечности с одновременной экстензией противоположной. Чаще наблюдается флексия на стороне раздражения и экстензия на противоположной. После прекращения раздражения картина меняется на обратную.

Опыт 4. 14 XI 1930

Раздражение № 3 (верхушка червя справа) — ослабление разгибания правой передней лапы и сгибание ее; слева — усиление экстензорного тонуса. В последействии повышение справа экстензорного тонуса.
» № 7 (верхушка червя слева) — сгибание обеих передних лап и двигательная экстензия в коленном суставе правой передней лапы.
» № 11 (верхушка червя) — разгибание левой передней и правой передней лап.
» № 2 (верхушка червя слева) — супинация левой передней лапы с уменьшением в ней экстензорного тонуса.
» № 6 (верхушка червя справа) — сгибание правой стороны, пронация левой лапы.
» № 8 (верхушка червя слева) — сгибание левой передней лапы в колене, пронация ее. В последействии длительное ослабление флексии.
» № 12 (верхушка червя) — выбрасывание левой передней лапы с приведением ее.
» № 13 (левое полушарие) — супинация и ослабление тонуса левой передней лапы.
» № 14 (левое полушарие) — супинация и ослабление тонуса левой передней лапы.
» № 15 (правое полушарие) — супинация правой передней лапы со сгибанием ее.
» № 27 (верхушка червя) — отведение и сгибание правой передней лапы.
» № 33 (верхушка червя слева) — сильное сгибание левой передней лапы и отведение правой передней лапы.
» № 34 (правое полушарие) — отведение и сгибание левой передней лапы.

Не во всех опытах было активное сгибание или разгибание конечностей; часто раздражение мозжечка проявлялось в виде изменений тонуса — повышения или понижения его. При этом чаще наблюдалось

понижение экстензорного тонуса в момент раздражения и повышение его потом.

Опыт 25. 7 V 1931

Раздражение № 3 (передняя часть червя) }
» № 4 (левая часть червя) } во время раздражения ослабление экстензорной ригидности, после прекращения раздражения повышение ее на передних лапах.

» № 5 (левое полушарие) }
» № 6 (левое полушарие) }
» №№ 7, 8, 9, 10, 11 (разные участки) } уменьшение ригидности.
» № 13 (левая часть червя) — сперва ослабление, затем повышение экстензорной ригидности на передних лапах.

Ослабление тонуса может быть таким значительным, что туловище переваливается на бок. Этот же результат бывает и в случае, когда на одной стороне резко повышается экстензорный тонус (опыт 2).

В некоторых опытах экстензорная ригидность настолько повышалась, что кошка выпрямлялась на конечностях, как на ходулях.

Иногда раздражение мозжечка вызывает повышение пластического тонуса даже в отсутствии thalamus.

В опыте 18 (22 II 1931) животное характеризовалось с самого начала известной пластичностью тонуса; пластичность к середине опыта после многократных раздражений мозжечка сильно возросла. Конечности застывали в самых различных и сложных положениях; хвост держался в любом приданном ему положении. На фоне этой пластичности наблюдались изменения экстензорного (контрактильного) тонуса, а также чрезвычайно разнообразные активные движения: ритмические движения ходьбы, salut militaire, царапающие движения и т. д.

Кроме всевозможных движений конечностей, в небольшом проценте случаев наблюдались движения головы вправо и влево, вперед и назад, вверх и вниз, движения хвоста и сгибание туловища. Как и в случае движения конечностей, при движении головы после прекращения раздражения возникала реакция, обратная той, которая была во время самого раздражения. При одностороннем раздражении мозжечка голова несколько чаще поворачивалась сперва в сторону раздражения, после прекращения раздражения — в противоположную. Если же голова была опущена, то после прекращения раздражения она поднималась. Такая «отдача» (rebound) типична для раздражения мозжечка. Движения головы иногда бывали изолированы, большей же частью они были связаны с движением конечностей. Раздражение полушарий в большем проценте случаев давало движение головы, чем раздражение червя, но все же мы получали этот эффект с любого участка мозжечка.

В нескольких опытах испытывалось влияние механического раздражения мозжечка. Для этой цели или вкалывали в ткань мозжечка электроды на глубину 1.0—1.5 мм, или производили давление небольшим ватным тампоном. Полученные эффекты были аналогичны тем, которые наблюдались при раздражении мозжечка электрическим током. Это является лишним доказательством того, что наши результаты не могли быть следствием забрасывания петель тока на окружающие ткани.

Опыт 2. 6 XI 1930

Раздражение № 84, электрическое (верхушка червя) — небольшое движение обеими передними лапами.
» № 85 (верхушка червя) — небольшое движение обеими передними лапами.
» № 87 (задняя часть червя) — сгибание левой передней лапы.

»	№ 88	(левое полушарие) — поворот головы налево, в последействии поворот направо.
»	№ 90	(задняя часть червя) — сгибание обеих передних лап с последующим разгибанием их.
»	№ 1,	механическое — электроды вколоты на глубину около 1.5 мм (граница между левым полушарием и червем) вытягивание правой передней лапы и сгибание левой передней лапы.
»	№ 2	(верхушка червя) — разгибание правой передней лапы и сгибание левой передней лапы.
»	№ 92,	электрическое (верхушка червя) — разгибание четырех лап.
»	№ 93	(верхушка червя) — разгибание всех четырех лап.
»	№ 3,	механическое (передняя часть червя) — попеременное сгибание и разгибание обеих передних лап.
»	№ 4	(задняя часть червя) — попеременное сгибание и разгибание обеих передних лап.

Опыт 28. 2 V 1931

Раздражение	№ 10	(левое полушарие) — легкое сгибание правой передней лапы и опускание головы.
»	№ 11	(задняя часть червя) — опустила голову, затем согнула лапы.
»	№ 13	(правое полушарие) — опустила голову, потом подняла ее.
»	№ 1,	механическое (правое полушарие) — опустила голову.
»	№ 2,	механическое (граница правого полушария и червя) — сгибание левой лапы, затем сгибание правой, после прекращения раздражения разгибание обеих лап.
»	№ 3,	механическое (левое полушарие) — сгибание правой лапы, после прекращения раздражения разгибание обеих передних лап.

В опытах с механическим или электрическим раздражением нистагм наблюдался всего 2 раза, так что считать его появление результатом раздражения мозжечка трудно.

Симпатические эффекты (расширение зрачков, исчезновение 3-го века, пиломоторный эффект) наблюдались в этой группе опытов всего 3—4 раза и были очень слабо выраженными. Интересно, что они отмечались и в тех опытах, где децеребрация была произведена по передней границе четверохолмия.

В большей части всех наших опытов после раздражения мозжечка происходило некоторое изменение дыхания, чаще всего учащение его. Влияние раздражения мозжечка на кровяное давление нами специально не изучалось, но на основании сравнительно часто появлявшегося после повторных раздражений кровотечения можно говорить о некотором повышении его. Это предположение подтверждено в настоящее время А. А. Михельсон и В. В. Тихальской (1933).

В некоторых опытах было применено химическое раздражение — впрыскивание в ткань мозжечка 1%-го раствора никотина в несколько приемов по 0.2—0.3 $см^3$. В этих опытах сочеталось, таким образом, химическое и механическое раздражения. В противоположность механическому и электрическому раздражениям, оно не носило локального характера и должно рассматриваться как раздражение, охватывающее большие участки. Наблюдавшиеся эффекты заключались в том, что животное начинало — сперва постепенно, затем, все учащая ритм, — выполнять бегательные движения, переходящие в общие судороги. При этом отмечалось расширение зрачков. Эта картина напоминала очень близко явления, полученные в тех же условиях Камисом, но мы на них дольше не будем останавливаться, так как опытов было поставлено всего два и они резко отличались своей методикой от остальных наших опытов.

В конце каждого опыта обычно производилось путем горизонтальных разрезов послойное удаление мозжечка до полного удаления мозжеч-

ковой ткани. В момент раздражения — механического или электрического — получались те же эффекты, какие мы имели при раздражении коры, но гораздо более сильно выраженные. Особенно сильными были эффекты при раздражении области, лежащей в середине червя и соответствующей n. fastigium. Из этого отнюдь не следует, что кору можно считать лишь физическим проводником. Несомненно, она имеет громадную физиологическую роль, но какую именно, мы на основании наших опытов раздражения ее до сих пор сказать не можем. Нельзя забывать, что условия эксперимента являются неестественными для коры, получающей обычно лишь проприоцептивные раздражения.

После удаления всего мозжечка тонические движения пропадали, уступая место рвущим, резким движениям.

Опыт 4. 14 XI 1930.

Раздражение № 67 (червь) — сгибание передних лап в колене, разгибание в стопе, растопыривание пальцев, выбрасывание когтей.

» № 68 (червь) — } движение для драки
» № 69 (передняя часть червя) } обеими передними лапами.

» № 70 (червь) — движение для драки

Срезан верхний слой червя.

Раздражается поверхность среза — очень резкое движение для драки, срывает зажим с кожи головы, трет лапами морду.

Еще раз раздражение поверхности среза — то же, очень сильно.

Снят слой правого полушария — во время операции сильное разгибание передних лап, упирается в коврик, сдвигает его.

Раздражается поверхность среза — с силой выбрасывает передние лапы, поворачивает голову, еще раз движение для драки левой конечности.

Раздражение среза червя — резко выраженное движение для драки.

То же — тот же эффект, еще более сильный.

Удалена часть левого полушария — во время операции поднимает левую лапу до ушей, правой упирается в коврик, голова опущена, задние конечности сильно флексированы.

Раздражение верхней конечности среза — поднимает обе конечности. Левое полушарие удалено полностью.

Раздражение поверхности среза правого полушария — сгибание правой передней лапы.

Удалено правое полушарие — раздражимость меньше, тонус симметричный.

Раздражение средней линии — неопределенные движения лапами.

Удален остаток мозжечка — тонических движений не удается получить.

При раздражении окружающих частей — бешеный бег.

Опыт 12. 24 I 1931

Раздражение № 18 (червь) — высоко подняла обе передние лапы.

» № 19 (задняя часть червя) — высоко подняла обе передние лапы.

Срезан слой червя — экстензорная ригидность усилилась во всех четырех лапах.

Раздражение поверхности среза — поворот головы влево.

Срезан весь червь — очень большая ригидность.

Раздражение поверхностного среза — клонические движения мышц лица, ушей и усов.

Раздражение corp. restiforme — резкие быстрые движения головы и передних конечностей.

Раздражение поверхности среза — частые и быстрые вздрагивания.

Серия II. Опыты на собаках без децеребрации.

Операция состояла в том, что после удаления затылочной кости и перевязки поперечного синуса обнажался мозжечок. В одних опытах большие полушария оставались целиком неповрежденными, в других — задняя часть затылочных долей удалялась или отминалась тампонами.

В течение опыта поддерживался легкий наркоз (эфиро-хлороформный). После некоторого перерыва приступали к раздражению. Сила тока специально подбиралась для каждого опыта, но была обычно того же порядка, что и в первой серии.

Сразу же было замечено, что на недецеребрированном животном при раздражении мозжечка очень часто, но по истечении очень длинного латентного периода, проявлялся симпатический эффект. Последний выражался в экзофтальме, расширении зрачков, открывании глаз, исчезновении 3-го века, пиломоторном феномене. Все эти явления были двухсторонними и резко выраженными. Легкое повышение кровяного давления в опытах с децеребрацией тут выявилось очень сильно. После односторонней перерезки шейного симпатического нерва симпатические эффекты на стороне перерезки пропадали или же бывали очень слабыми.

Опыт 1. 7 II 1931. Первые 8 раздражений дали только учащение дыхания и повышение кровяного давления.

Раздражение № 9 (червь) — движение задних конечностей, высоко подняла голову и открыла глаза.

» № 10 (червь) — движение задних конечностей, высоко подняла голову и открыла глаза, расширение зрачков обоих глаз, экзофтальм, пиломоторный эффект на хвосте.

» № 18 (правое полушарие) — подняла голову и открыла глаза, движение задних конечностей.

» № 19 (левое полушарие) — резкий симпатический эффект на обоих глазах, подняла голову, распустила хвост.

» № 20 (граница правого полушария и червя) — сильный симпатический эффект на обоих глазах, распустила хвост, подняла голову — впечатление, будто собака просыпается; на всех конечностях сильно повышен флексорный тонус; через некоторое время на конечностях развился великолепный пластический тонус, который держался в течение долгого времени.

» № 21 (левое полушарие) — сгибание левой задней конечности и одновременно разгибание правой, туловище упало налево, в этом положении собака застыла; спустя несколько секунд после прекращения раздражения медленно начинает нарастать симпатический эффект: экзофтальм, расширение зрачков, исчезновение 3-го века на обоих глазах; сильное кровотечение.

» № 22 (правое полушарие) — сгибание правой конечности (экстензированной); после прекращения раздражения постепенно нарастает симпатический эффект на обоих глазах и пиломоторный на хвосте.

» № 23 (правое полушарие) — на правой стороне шеи взъерошились волосы; симпатический эффект на обоих глазах и хвосте; кровотечение.

» № 24 (левое полушарие) — симпатический эффект на глазах и хвосте.

» № 25 (правое полушарие) — симпатический эффект на глазах и хвосте.

» № 26 (левое полушарие) — после очень длительного латентного периода симпатический эффект; кровотечение, учащение дыхания, сгибание правых конечностей и резкое разгибание левых, туловище упало налево.

На левой стороне перерезан n. vago-sympathicus.

Раздражение № 27 (левое полушарие) — после длительного латентного периода резкий симпатический эффект на правом глазу.

» № 28 (правое полушарие) — симпатический эффект справа, слева очень незначительный.

» № 29 (правое полушарие) — сильный симпатический эффект справа.

» № 30 (левое полушарие) — слабый симпатический эффект справа.

» № 31 (левое полушарие) — слабый симпатический эффект справа.

» № 32 (правое полушарие) — справа отчетливый симпатический эффект, слева раскрылась глазная щель.

До конца опыта повторяется аналогичная картина.

Опыт 5. 12 III 1931

Раздражение	№ 13	(левое полушарие) — поворот головы влево, затем вправо; приподнялась на передних лапах, задние лапы согнуты, нистагм, сильное кровотечение.
»	№ 14	(граница левого полушария и червя) — после прекращения раздражения нистагм и симпатический эффект на обоих глазах, подняла голову.
»	№ 15	(граница правого полушария и червя) — ушло 3-е веко, расширился зрачок, выпячивание глазного яблока.
»	№ 16	(правое полушарие) — подняла голову, открыла глаза, 3-е веко ушло, экзофтальм, зрачки расширились — впечатление, будто собака просыпается.
»	№ 17	(правое полушарие на границе с червем) — симпатический эффект на обоих глазах.
»	№ 18	(левое полушарие на границе с червем) — подняла левую лапу, симпатический эффект на обоих глазах.

Как видно из протоколов, симпатический эффект проявлялся очень часто, независимо от места приложения электродов. Наряду с ним отмечалась и двигательная реакция, повторявшая в основном движения децеребрированной кошки под влиянием раздражения мозжечка. Часто одновременно с раскрытием глаза и расширением зрачка было поднятие головы, иногда приподнимание туловища; все это вместе создавало картину как бы пробуждения собаки.

Аффективного характера движений мы в серии опытов без децеребрации не отмечали. Здесь отсутствовали и такие сложные движения, как salut militaire, царапающие движения и т. д. Особо стоит опыт 6 (27 III 1931), где движения носили своеобразный характер. Под влиянием раздражения разных отделов мозжечка одна передняя лапа вытягивалась вперед, другая же устанавливалась перпендикулярно к ней, под прямым углом к туловищу. В этом опыте в момент раздражения мозжечка наблюдалась большей частью экстензия конечностей. За исключением этого опыта, движения в общем сводятся к сгибанию или разгибанию, приведению или отведению одной или нескольких конечностей. Последействие чрезвычайно длительно. Вместе с тем характерна резко выраженная отдача после прекращения раздражения. Как правило, в этой серии опытов мы наблюдали сгибание конечностей или понижение экстензорного тонуса во время раздражения, разгибание или повышение экстензорного тонуса в последействии. В этом отношении чрезвычайно интересен опыт 8 (7 IV 1931), в продолжение которого были резко выражены указанные отношения, после же децеребрации картина изменилась: основным движением, наступающим в момент раздражения, была экстензия конечностей, а в последействии — флексия. Надо прибавить, что иногда на конечности, соответствующей стороне раздражения, наблюдалось сгибание, а на противоположной — разгибание. Наконец, иногда первая фаза реакции (флексия) выпадала и было только последействие в виде экстензии конечностей.

Опыт № 8. 7 IV 1931

Раздражение	№ 1	(левое полушарие) — сгибание левой передней лапы; после прекращения раздражения разгибание правой передней лапы. Лапа надолго остается в таком положении.
»	№ 3	(правое полушарие) — нистагм, симпатический эффект.
»	№ 4	(правое полушарие на границе с червем) — длительное сгибание обеих правых лап и значительное повышение экстензорной ригидности обеих левых лап.
»	№ 5	(левое полушарие) — сгибание обеих передних лап с последующим разгибанием их.

» № 7 (правое полушарие) — разгибание левой задней лапы в последействии.
» № 8 (левое полушарие) — сгибание левых лап; после прекращения раздражения колоссальная ригидность обеих задних лап.
» № 11 (червь) — после прекращения раздражения разгибание обеих передних лап.
» № 13 (правое полушарие) — ослабление ригидности передних лап и сгибание задних; после прекращения раздражения разгибание всех четырех лап.
» № 14 (червь) — во время раздражения экстензорный тонус ослабевает, после прекращения раздражения — усиливается.

До конца опыта реакция протекала по такому же типу. В конце опыта сделана децеребрация.

Раздражение № 25 (правое полушарие, сразу после децеребрации) — нет эффекта.
» № 26 (правое полушарие) — ослабление ригидности правой передней лапы.
» № 27 (правое полушарие) — разгибание всех четырех лап, встала.
» № 28 (правое полушарие) — разгибание всех четырех лап.
» № 29 (правое полушарие) — во время раздражения усиление тонуса всех четырех лап, после прекращения ослабление его.
» № 31 (червь) — во время раздражения усиление тонуса всех четырех лап, после прекращения ослабление его.
» № 32 (левое полушарие) — резкое разгибание всех четырех лап.
» № 33 (четверохолмие) — быстрые вздрагивающие движения.
» № 34 (правое полушарие) — повышение тонуса, затем ослабление его.
» № 35 (правое полушарие) — ослабление экстензорного тонуса, затем повышение его.

Таким образом, после децеребрации мы видим картину, напоминающую явления, наблюдавшиеся в первой серии опытов на децеребрированных кошках. Раздражения мозжечка вызывают также двоякое действие — сгибание и разгибание, но в то время как в опытах на собаках с большими полушариями первой фазой всегда, за исключением опыта 1, бывала фаза сгибания, в опытах на децеребрированных животных была смешанная картина, хотя все же с некоторым, довольно значительным, преобладанием сгибания в первой фазе, а разгибания в последействии. Кроме того, у недецеребрированных животных rebound выражен резче. Изменения тонуса у недецеребрированных животных также выражены резче. В некоторых опытах экстензорный тонус достигал такой силы, что согнуть выпрямленную конечность не представлялось возможным, несмотря на большую затраченную энергию (фиксацию конечности).

Что касается движений других частей тела, то нужно отметить, что у недецеребрированных животных движения головы, хвоста и туловища, а также нистагм наблюдались гораздо чаще, чем у децеребрированных кошек.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Описанные 32 опыта заключают в себе 939 раздражений разных участков мозжечка. Полученные результаты ни в коей мере не позволяют говорить о дифференцированной локализации в мозжечке. Наоборот, создается определенное впечатление, что мозжечок реагирует как одно целое, в котором можно различать лишь две симметричные половины. Но и в этом отношении нужно подчеркнуть, что раздражение любой половины мозжечка может вызвать двухсторонний эффект.

Двигательная реакция с мозжечка осуществляется как на децеребрированных, так и на недецеребрированных животных. Но между реакцией первых и вторых есть существенная разница. Последняя совершенно понятна, так как мозжечок представляет собой орган, чрезвычайно тесно связанный с разными отделами центральной нервной системы, влияющий на эти отделы и

в свою очередь терпящий их влияние. В опытах с децеребрированными по передней границе четверохолмия животными обнаруживается исключение целого ряда взаимных влияний — полное отсутствие локализации, несколько хаотическая реакция; в момент применения раздражения иногда наблюдается сгибание, иногда разгибание, наконец, резко выраженная «установка» опытного дня. У кошек, имеющих остатки thalamus, реакция делается более сложной, приобретает более интенсивную и более длительную эффективность, появляется застывание в какой-либо позе на очень длительный срок, хотя нужно сказать, что и сложные, разнообразные движения, и наклонность к застыванию, выраженные в менее резкой форме, получались и в отсутствие thalamus. Наконец, у децеребрированных животных амплитуда колебания тонуса не так велика и «отдача» выражена не так резко, как у недецеребрированных животных. До некоторой степени эту разницу, может быть, нужно отнести и за счет того, что объекты эксперимента были различными — кошки и собака. У животных с целыми большими полушариями в ответной реакции нет аффективности, нет и той многообразности движений, которая наблюдается на децеребрированных животных. Но полученная реакция имеет более закономерный характер; в ответ на раздражение происходит сгибание одноименной конечности, в виде отдачи — ее разгибание. Изменение тонуса и наличие разных его типов — контрактильного и пластического — наблюдается как на децеребрированных, так и на недецеребрированных животных.

Симпатические эффекты на недецеребрированных животных получаются отчетливо с разных отделов мозжечка. При одностороннем раздражении они всегда бывают двухсторонними, при перерезке n. vago-sympathicus на шее они или пропадают на одноименной стороне, или же бывают выражены очень слабо. Из этого надо сделать заключение, что симпатические волокна идут из мозжечка к периферии через высшие отделы центральной нервной системы и что они частью перекрещиваются, частью нет.

Наши опыты дают нам, таким образом, право считать мозжечок несомненным симпатическим центром, что вполне согласуется с мнением ряда других авторов (Кен Куре, Камис, А. Н. Крестовников).

ВЫВОДЫ

При электрическом раздражении мозжечка как у децеребрированного, так и у нормального животного наблюдаются двоякого рода эффекты. Во время раздражения происходит активное сгибание конечностей или расслабление экстензорного тонуса, чаще одноименной стороны; после прекращения раздражения наступает повышение экстензорного тонуса или сильное разгибание конечности. Иногда последовательность фаз бывает обратной.

Описанные две фазы иногда медленно сменяют друг друга, иногда происходит быстрая и многократная их смена. В таком случае получаются ритмические движения ходьбы.

В ответной реакции участвуют и голова, и туловище. Движения в момент раздражения происходят обычно в сторону раздражения, затем в обратную. Движения, вызванные раздражением мозжечка, всегда имеют длительный тонический характер и резко отличаются от рвущих, быстрых движений, получаемых при раздражении других частей центральной нервной системы или оболочек. Раздражение мозжечка влияет как на контрактильный тонус, так и на пластический.

При раздражении мозжечка нормального (недецеребрированного)

животного получается ряд симпатических эффектов: экзофтальм, исчезновение 3-го века, расширение зрачка, пиломоторный эффект.

Мозжечок несомненно должен рассматриваться как симпатический центр и как регулирующий в каждый данный момент тонус в данной мышечной группе путем перераспределения, повышения или понижения уже имеющегося тонуса. Весьма вероятна, но еще не доказана, зависимость двух функций друг от друга.

Литература

Бехтерев В. М. (1905—1907). Основы учения о функциях мозга. СПб.
Блуменау Л. В. (1925). Мозг человека. ГИЗ, М.—Л.
Грекер (1911), Неврол. вестник (Казань), т. 18, стр. 1 и 405.
Крамер В. В. (1929). Учение о локализациях. ГИЗ, М.—Л.
Крестовников А. Н. (1928а), Русск. физиол. журн., т. 11, стр. 43.
(Крестовников А. Н.) A. N. Krestovnikoff (1928б), Arch. néerl. de physiol., t. 12, p. 368.
Михельсон А. А. и В. В. Тихальская (1933). Физиол. журн. СССР, т. 16, № 3. стр. 466.
Barany R. (1913). Deutsch. med. Wschr., Bd. 39, S. 637.
Dusser de Barenne J. G. (1922), Arch. néerl. de physiol., t. 7, p. 112.
Beck a. G. Bikeles (1927), цит. по: G. Rijnberk (1931), S. 592.
Bolk B. (1902), цит. по: G. Rijnberk (1931), S. 592.
Bremer F. (1922), C. R. Soc. biol., t. 86, p. 955.
Bremer F. (1924a), C. R. Soc. biol., t. 90, p. 381.
Bremer F. (1924b), Bull. Soc. belge de biol., t. 1, sitz 26, p. 381.
Bremer F. et R. Ley (1927). Bull. l'Acad. roy. de med. de Belgique, t. 7, p. 60.
Camis M. (1919), Arch. sci. biol., t. 1, № 1, p. 92.
Camis M. (1922), Pflüg. Arch., Bd. 197, S. 441.
Cate J. ten (1925), Arch. néerl. de physiol., t. 10, p. 24.
Cate J. ten (1926), Arch. néerl. de physiol., t. 11, p. 1.
Cate J. ten (1929), Arch. néerl. de physiol., t. 14, p. 234.
Clarke R. N. (1926), Brain, v. 49, № 4, p. 557.
Dresel K. u. F. N. Loewy (1924). Deutsch. Ztschr. Nervenheilk., Bd. 81, S. 82.
Ferrier D. (1876). The functions of the brain. London.
Goldstein K. (1927). Handb. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 10, S. 222.
Holmes G. (1917), Brain, v. 40, № 4, p. 461.
Holmes G. (1927), Brain, v. 50, № 3—4, p. 385.
Horsley V. a. R. H. Clarke (1908), Brain, v. 31, № 1, p. 45.
Hoshino T. (1921), Acta oto-laryng., suppl. 2, p. 1.
Kuré K., T. Shinosaki, M. Kishimoto, U. Fujita u. M. Sato (1922), Pflüg. Arch., Bd. 195, S. 525.
Kuré K., T. Shinosaki, U. Fujita, J. Hata u. T. Nagano (1923), Ztschr. exp. Med., Bd. 38, S. 302.
Kuré K., T. Shinosaki, J. Kinishito a. T. Nagano (1925), Ztschr. exp. Med., Bd. 45, S. 310, 318.
Luciani L. (1893). Das Kleinhirn. Neue Studie zur normalen und patologischen Physiologie. Leipzig.
Luciani L. (1905—1911). Physiologie des Menschen, Bd. 3. Yena.
Margaria R. (1926), Arch. sci. biol., t. 9, p. 109.
Miller F. R. (1926), Physiol. Rev., v. 6, № 1, p. 124.
Miller F. R. a. F. G. Banting (1922), Brain, v. 45, p. 104.
Miller F. a. N. B. Laughton (1928), Proc. Roy. Soc., Ser. B., v. 103, p. 575.
Mussen A. T. (1927), Brain, v. 50, № 3/4, p. 313.
Pagano G. (1902), цит. по: K. Golstein (1927), S. 222.
Papilian V. et H. Crucéanu (1925), C. R. Soc. biol., t. 92, p. 1075.
Rademaker G. (1926a), Deutsch. Ztschr. Nervenheilk., Bd. 94, S. 144.
Rademaker G. (1926b), Arch. néerl. de physiol., t. 11, p. 445.
Rijnberk G. van (1931), Erg. d. Physiol., Bd. 31, S. 592.
Rothmann M. (1910), Neurol. Centralblatt, Bd. 29, S. 1084.
Rothmann M. (1913), Berl. klin. Wschr., Bd. 50, S. 336.
Rossi G. (1921), цит. по: G. Rijnberk (1931), S. 592.
Sherrington C. S. (1898), Journ. of Physiol., v. 22, p. 319.
Sherrington C. S. (1906). The integrative action of the nervous system. N. Y.
Simazono (1912), цит. по: G. Rijnberk (1931), S. 592.
Simonelli G. (1914), цит. по: G. Rijnberk (1931), S. 592.

О ФУНКЦИЯХ МОЗЖЕЧКА[1]

В результате экспериментальных работ, выполненных мною и моими сотрудниками за последние 7 лет, выявился ряд новых фактов, которые позволяют нам приписывать мозжечку несколько более широкое и более важное значение в регуляции функций организма, чем это было принято до настоящего времени.

Еще и сейчас нет полной ясности и отчетливости в понимании этого органа. По целому ряду основных вопросов существуют различные мнения, часто противоречащие друг другу. Но если сопоставить все то, что известно относительно последствий разрушения и раздражения мозжечка, с наблюдениями над клиническим материалом, то все эти данные заставляют нас рассматривать мозжечок как орган, имеющий отношение специально к моторной функции организма. Действительно, расстройство двигательных актов занимает такое видное место в симптоматологии поражений мозжечка, что невольно привлекает к себе внимание и должно рассматриваться как явление доминирующее. По-видимому, именно это обстоятельство и являлось причиной того, что все остальные явления, связанные с поражением мозжечка, ускользали от внимания наблюдателей, а если и были наблюдаемы, то не подвергались достаточно серьезной оценке и изучению.

Работая над вопросом о функциях мозжечка в тот период, когда в области экспериментальной физиологии произошли очень существенные сдвиги и возникли новые точки зрения, я и мои сотрудники невольно должны были придать более серьезное значение тем мало бьющим в глаза явлениям, которые для нас отчетливо выступали в процессе работы. Мы сделали их предметом нашего специльного изучения и в настоящее время кое-чего добились.

Как известно, в основном картина моторных расстройств после удаления мозжечка сводится к нарушению тонуса скелетных мышц, к нарушению координированности движений, к ограничению способности неподвижно стоять и сохранять положение, к потере способности учитывать размеры выполняемых движений, к легкой утомляемости и к целому ряду более мелких явлений. Для всех этих явлений, которые были описаны классиками учения о мозжечке, установился ряд терминов: атония, атаксия, астазия, дизметрия, астения и т. д.

Эти явления, конечно, привлекали и наше внимание с первых же шагов, как только мы приступили к опытам с экстирпацией мозжечка. У меня имеется ряд животных, оперированных в различные сроки. Неко-

---

[1] Опубликовано в специальном объединенном выпуске «Физиологического журнала СССР» (т. 19, в. 1, 1935) и «Успехов современной биологии» (т. 4, в. 4—5, 1935) к XV Международному физиологическому конгрессу, состоявшемуся 9—17 августа 1935 г. Кроме того, опубликовано в журнале «Природа» (№ 7, 1935). (*Ред.*).

торые из них оперированы около 7 лет назад. В наблюдениях над ними мы имеем вполне устойчивую, стабильную картину. Здесь нельзя говорить о побочных, случайных последствиях операции, а приходится наблюдаемые явления рассматривать как результат выпадения функций мозжечка. Обращаясь к оценке тех явлений, которые мы наблюдаем у животных как следствие полной экстирпации мозжечка, я должен прежде всего отметить, что вся картина, представленная классиками физиологии, у нас подтвердилась. Я и К. И. Кунстман в совместной работе дали подробное описание этой картины.

Но нам удалось подойти к толкованию явлений с несколько иной точки зрения, чем делалось прежде. Именно, в наиболее характерном вопросе о тонусе мы считаем, что дело не в потере тонуса, как утверждают некоторые авторы, а в расстройстве его, в неправильном распределении этого тонуса между отдельными мышечными группами. Животное без мозжечка не может стоять в первые месяцы после операции не потому, что тонус мышц недостаточен, а потому, что тонус распределен между мышцами не так, как это нужно, чтобы противодействовать силе тяжести тела и поднимать туловище над уровнем пола.

Точные количественные измерения, которые были проведены у нас Д. Г. Шмелькиным, а в последнее время подтверждены М. Б. Тетяевой и Ц. Л. Янковской, показывают наличие вполне достаточного, вполне нормального тонуса отдельных мышечных групп, но относительная сила тонуса не та, как у нормальных животных. В числе расстройств движения мы наблюдали и наблюдаем у наших оперированных животных картину атаксии и астазии.

Принимая во внимание те блестящие результаты, которые были получены Шеррингтоном, а затем Магнусом и де Клейном в изучении проприоцептивных рефлексов как костно-мышечного, так и лабиринтного происхождения, мы должны присоединиться к мнению, высказанному некоторыми американскими авторами (Поллак и Дэвис), что при экстирпации мозжечка существенное место занимает освобождение проприоцептивных рефлексов от какого-то постоянного, хронического тормозного влияния. В результате этого проприоцептивные рефлексы как лабиринтного, так и особенно костно-мышечного происхождения выступают с такой отчетливостью, с таким постоянством я бы сказал даже с таким ненужным постоянством, что создают картину расстройства моторных функций. Дело заключается в том, что уже при обычном координационном акте, при обычных условиях осуществления того или иного движения мы постоянно встречаем возникновение проприоцептивных рефлексов — рефлексов на раздражение специальных чувствующих приборов в мышцах, сухожилиях, суставных связках, под влиянием нового положения конечностей или изменившегося напряжения мышечных групп. В нормальных условиях эти проприоцептивные рефлексы выражены очень умеренно и могут быть легко задержаны. Мы можем выполнить какой-либо двигательный акт и задержать его в любой фазе. По окончании движения мы можем удержать части тела в новом положении. Если проприоцептивные рефлексы освобождаются из-под тормозов, двигательный акт роковым образом вызывает ответное движение, а оно является толчком для возникновения нового ответного движения, и в результате устанавливается целая цепь движений, вполне закономерных, направленных в противоположные стороны. Эти цепи движений являются одним из наиболее характерных для безмозжечкового животного явлений. Животное, начав какое-нибудь движение, проделывает ряд колебательных актов: стоя на конечностях, почти все время качается. В особенности

эти качания усиливаются тогда, когда животное делает попытку выполнить какой-либо двигательный акт. И во время ходьбы в двигательный акт врываются ненужные проприоцептивные рефлексы, мешающие правильной локомоции. Вот этому освобождению проприоцептивных рефлексов от тормозного влияния мы приписываем большое значение.

Что еще является характерным для животных, потерявших мозжечок?

Уже издавна шел спор относительно участия мозжечка в чувствительных функциях. Лючиани, наиболее авторитетный исследователь в этой области, утверждал, что мозжечок никакого отношения к чувствительным функциям не имеет, утверждал, что это есть чисто моторный аппарат. Обратное мнение было высказано клиницистами В. М. Бехтеревым и Левандовским, которые утверждали, что мозжечок имеет непосредственное отношение к чувствительным функциям, особенно к мышечному чувству. Действительно, характерные нарушения проприоцептивных рефлексов в форме неестественно резкого повышения их можно толковать как результат повышения функции проприоцептивного аппарата. Но и в отношении других видов чувствительности безмозжечковые животные представляют собой довольно ненормальных животных. Мы имеем возможность ежедневно убеждаться в том, что малейшее прикосновение к волоскам безмозжечкового животного сопровождается чрезвычайно бурной рефлекторной реакцией. Если вы прикоснетесь к коже животного неожиданно для него, вы получите резкий двигательный акт: животное отбрасывается в сторону и падает, рычит и пытается укусить. Целый ряд явлений заставляет думать, что кожная чувствительность является каким-то образом освобожденной от торможения. Еще в наших первых работах я и К. И. Кунстман обратили внимание на то, что повышение чувствительности, оставаясь стабильным на протяжении многих месяцев и даже лет, может быть чрезвычайно изменчивым в течение одного короткого промежутка времени. Если повторять прикосновение к коже животного какими-нибудь раздражителями, то второй и третий раздражители дают ослабленные эффекты и даже могут не дать никакого эффекта. Наряду с этим если животное подготовлено к тому, что получит такое раздражение и насторожилось, то можно не вызвать такой бурной реакции, как это бывает, когда раздражение производится неожиданно. Это заставило нас утверждать, что мозжечок имеет отношение к чувствительности, к ее регуляции. Нужно, однако, оговориться, что при наблюдении над животными никогда не приходится категорически решать вопросы, касающиеся чувствительности, и в нашем случае бесспорным является лишь факт повышения и изменчивости рефлекторных реакций. Вот те основные факты, которые мы наблюдали в первых своих работах с экстирпацией мозжечка.

Нам удалось подтвердить также старые наблюдения над результатами раздражения мозжечка. Основным эффектом при раздражении мозжечка является резкое изменение наличного тонуса, ослабление его в одних группах, усиление в других, сменяющееся обратным перераспределением после прекращения раздражения. Иногда изменение наличного тонуса принимает характер настоящих тонических сокращений с развитием таких сильных и упорных фиксаций, которые не наблюдаются ни при каких других условиях. Все это согласуется с указаниями ряда других авторов (Ротман, Бремер, Миллер) и дает основание утверждать, что мозжечок есть прибор, регулирующий тонус. Сокращения, вызванные раздражением мозжечка, развиваются медленно и постепенно достигают предела интенсивности, который удерживается до 10 мин. и более после раздражения.

Мы натолкнулись еще на одно важное обстоятельство. Именно, в очень большом числе опытов мы наблюдали при раздражении мозжечка явления со стороны вегетативной, в частности со стороны симпатической, нервной системы, например: расширение зрачков, выпячивание глазных яблок, заметное увеличение кровотечения из мелких ран, которые были сделаны во время операции, и т. п. Наряду с этим и в опытах с экстирпацией мы видели также ряд явлений, связанных с симпатической нервной системой: ненормально выпуклые глаза в первый момент после операции, упорные запоры, задержки стула иногда на месяц-полтора после операции и т. п.

Нам пришлось задуматься над вопросом: не имеет ли мозжечок отношения к вегетативной нервной системе?

В литературе имелись весьма скудные указания на роль мозжечка в вегетативных функциях, а вместе с тем некоторые авторы утверждали даже, что его нужно рассматривать как высший центр симпатической системы. Я должен подчеркнуть, что указание на роль симпатической нервной системы в различных процессах, связанных с повреждением мозжечка, было выдвинуто на несколько лет раньше меня проф. А. Н. Крестовниковым, который наблюдал в лаборатории Ван-Рийнберка длительные изменения в мышечной ткани при половинной экстирпации мозжечка: на стороне экстирпации ограничивается способность мышц образовывать тетанус, так что для получения сплошного тетанического сокращения требуется применять на этой стороне более частые ритмы раздражения, чем на стороне контрольной. Основываясь на моем учении об адаптационно-трофической роли симпатической системы для скелетных мышц, он высказал предположение, что, может быть, можно определить влияние мозжечка на скелетную мускулатуру как адаптационно-трофическое и объяснить его воздействием через симпатическую систему.

Все это заставило нас обратиться к систематической разработке этого вопроса. В первую очередь А. А. Михельсон и В. В. Тихальская обнаружили, что раздражение мозжечка при силе тока более слабой, чем нужно для получения тонических сокращений, вызывает изменение кровяного давления то в сторону повышения, то в сторону понижения. Далее А. М. Зимкина и А. А. Михельсон, подтвердив эти данные, обнаружили при раздражении мозжечка изменения в течении прессорных и депрессорных рефлексов. Одно из исследований в этом направлении было начато по собственной инициативе, но с моего ведома, моим сотрудником Э. А. Асратяном, причем он специально остановился на вопросе об изменениях возбудимости симпатической нервной системы под влиянием раздражения мозжечка. Ему удалось констатировать чрезвычайно резкий сдвиг в состоянии возбудимости симпатической нервной системы при очень слабых раздражениях мозжечка.

Далее мы широко использовали методику операций на пищеварительном тракте для изучения влияния мозжечка на его секреторную и двигательную работу. Л. Г. Воронин провел длительные наблюдения над кишечной петлей, выведенной под кожу по способу И. П. Павлова.

Опыты Воронина показали, что имеющая место при голодном состоянии отчетливая периодическая деятельность кишечника после экстирпации мозжечка оказывается резко заторможенной на многие месяцы. Периодическая деятельность либо отсутствует вовсе, либо сильно ограничена; периоды покоя удлинены, периоды работы укорочены, сокращения ослаблены. Кроме того, после экстирпации мозжечка кишка впадает в состояние «пластического тонуса» — кишка вяла, на ощупь тестовата,

при захватывании через кожу пальцами не отвечает сокращением, как в норме, а подолгу сохраняет любую созданную деформацию. Подобное явление несколько лет назад наблюдал в моей лаборатории Л. С. Гиршберг после введения атропина, но там это состояние пластичности держалось часа полтора-два, а после экстирпации мозжечка оно держится месяцами и притом без каких-либо добавочных условий. Еще раньше аналогичное явление наблюдал П. Шульц. Весь этот ряд явлений заставляет нас думать, что тут идет речь о нарушении равновесия между функциями двух разделов вегетативной системы.

Далее Л. Г. Воронин провел наблюдения над выходом пищевой кашицы из фистулы, наложенной в самом конце тонкой кишки. При соблюдении постоянного режима выход этот после еды определенной стандартной порции совершался у его собаки чрезвычайно закономерно. После экстирпации мозжечка картина, оставаясь вполне закономерной, резко изменилась: выход кашицы начинался позже, количество выходящей массы было значительно меньше как в отдельные отрезки времени, так и за весь период пищеварения, кишечный сок, периодически вытекавший в нормальном периоде в первые часы наблюдения, перестал выделяться вовсе. Все это говорило за ослабление двигательной фунции кишечника и за нарушение обычного равновесия между секрецией и всасыванием в пользу всасывания.

Параллельно с этим Л. Г. Воронин и А. М. Зимкина в вивисекционной обстановке обнаружили, что раздражение мозжечка вызывает задержку спонтанных сокращений кишечной трубки.

Другому моему сотруднику, М.-Дж. Кашкай, пришлось вести наблюдения над периодической моторной деятельностью желудка, причем обнаружилось, что у животного, обладавшего правильной периодической деятельностью желудка, эта деятельность оказалась нарушенной, изменилось соотношение между периодами покоя и работы, периодическая деятельность стала протекать хаотически и неправильно. Наоборот, у животного, у которого периодическая деятельность желудка с самого начала протекала неправильно, она выравнялась и приняла более отчетливый характер.

Итак, на пищеварительном канале мы обнаруживаем ряд явлений, который, с одной стороны, дает объяснение указанной выше длительной задержке стула у оперированных животных, а с другой стороны, заставляет приписывать мозжечку какое-то отношение к вегетативной нервной системе. Конечно, на основании этих данных преждевременно говорить о механизме явлений.

Большой интерес представляют исследования моей сотрудницы Ц. Л. Янковской над изменениями химизма крови после экстирпации мозжечка: обнаружились значительные стойкие сдвиги в содержании калия (в сторону повышения), изменение коэффициента K/Ca в пользу калия, крайняя неустойчивость в содержании калия, дающем такие колебания, каких никогда не приходится наблюдать у нормальных животных.

Я опять возвращусь к вопросу о чувствительности. В этом направлении моими сотрудницами М. Б. Тетяевой и Ц. Л. Янковской сделан ряд наблюдений над животными, у которых был экстирпирован мозжечок, причем часть животных была подвергнута исследованию уже после значительного промежутка времени от момента операции (6 лет, 2 года), часть же животных была обследована и до, и после операции. Наряду с этим параллельно произведены исследования над контрольными животными. Тут выступила поразительно интересная картина, которая

вместе с тем вполне совпадает с нашими первоначальными наблюдениями. Производя определения порогов чувствительности для температурного и электрического раздражения кожи, Тетяева и Янковская обнаружили, что в то время как у нормального животного имеется полная симметрия чувствительности и какая-то определенная зона порогов возбудимости, у безмозжечковых животных наблюдается крайнее непостоянство порогов в течение одного и того же опытного дня. Пороги скачут в таких пределах, как никогда не приходится видеть в норме. Наряду с этим временами обнаруживается резкая асимметрия, которая протекает в очень своеобразной форме: более возбудимой оказывается то одна сторона, то другая. Следовательно, ясно выступает картина какого-то неустойчивого состояния чувствительного прибора, неустойчивого состояния рефлекторных дуг.

Еще более поразительные явления наблюдаются, когда оценивается возбудимость нервов и мышц по способу Лапика путем измерения реобазы (порога) и хронаксии (т. е. времени, потребного для того, чтобы раздражитель удвоенной пороговой силы вызвал эффект). Тут обнаруживается чрезвычайное непостоянство хронаксии. В течение одного и того же опыта хронаксия претерпевает резкие изменения, наступают резкие расхождения между хронаксией нерва и мышцы (так называемый гетерохронизм). Возможны также изменения реобазы в одном направлении, хронаксии — в другом. Явления, которые у нормальных животных протекают на двух сторонах тела в одном направлении, у безмозжечковых могут течь в противоположных направлениях.

Вся совокупность этих данных позволяет нам теперь утверждать, что мозжечок имеет регуляторное значение как для анимальных, так и для вегетативных функций. Та первая формулировка, которая была дана в моей работе с К. И. Кунстман (1932 г.),[2] именно, что мозжечок представляет собой высший адаптационно-трофический центр основных рефлекторных дуг, подтверждается. Мы наблюдаем после экстирпации мозжечка неустойчивую чувствительность, неустойчивые рефлексы, обычно чрезвычайно повышенные, и параллельно с этим резкие изменения в состоянии вегетативной нервной системы.

Как эти два рода явлений связаны друг с другом?

Можно предположить, как это делают иностранные авторы, что мозжечок является высшим центром симпатической нервной системы. И тогда можно допустить, что вся описанная картина нарушения анимальных функций есть результат освобождения двигательного и чувствительного аппаратов от регулирующих влияний мозжечка, осуществляющихся через симпатическую нервную систему, явления же раздражения есть результат возбуждения симпатической нервной системы. Но можно стать на другую точку зрения и присоединиться к мнению, высказанному Э. А. Асратяном, что речь идет не о высшем симпатическом центре, а о том, что симпатические рефлекторные дуги, так же как и анимальные, выходят из-под контроля мозжечка. При втором представлении дело было бы в том, что целый ряд рефлекторных дуг различного характера, различного значения, как анимальных, так и вегетативных, параллельно освобождается от регулирующего влияния мозжечка, и тогда причинной зависимости между симпатическими эффектами и нарушением моторики и сенсорных функций не пришлось бы усматривать. Наконец, возможно третье представление, что между всеми этими явле-

---

[2] См. Избранные труды, т. I. Изд. АН СССР, М.—Л., 1961, стр. 115.

ниями существует определенная кольцевая зависимость, которая осложняется тем, что после удаления мозжечка происходят еще и эндокринные сдвиги, создающие еще более сложную картину. Этот ряд вопросов стоит совершенно открытым, и если я позволяю себе выступить с этим обзором, то не потому, что считаю вопрос о функциях мозжечка достаточно решенным. Наоборот, я считаю, что перед нами открывается широкое поле для исследований и наблюдений. Наши данные позволяют глубже и серьезнее подойти к вопросу о регуляции функций в организме и о роли мозжечка, чем это делалось до сих пор. Они только указывают те пути, по которым должно идти исследование функций мозжечка.



НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФУНКЦИЯХ МОЗЖЕЧКА[1]

Настоящее сообщение представляет собой обзор исследований, проведенных мной и моими сотрудниками на протяжении последних двенадцати лет. В течение этого промежутка времени я с большим числом товарищей систематически занимался, с одной стороны, проверкой существовавших уже в физиологической литературе основных положений учения о мозжечке, с другой стороны, — попыткой применить к истолкованию функций мозжечка те новые физиологические представления и концепции, которые сложились за последние годы, главным образом в Советском Союзе.

Проведенная нами работа отличается от того, что делалось до нас и делается сейчас за границей, тем, чем характеризуется вообще советская наука. Прежде всего мы имеем возможность вести работу, с привлечением большого числа молодых талантливых работников, таким широким фронтом, как этого не удавалось сделать в других государствах. Наличие ценного научного наследия корифеев советской физиологии, русской физиологии И. М. Сеченова и И. П. Павлова в виде чрезвычайно разнообразных приемов исследования дало нам возможность подойти к изучению функций мозжечка таким путем, который до нас или совсем не применялся, или применялся лишь в ограниченной мере, в единичных случаях.

Мы имели возможность содержать наших подопытных животных в таких условиях, которые гарантировали им благополучное существование на протяжении 6,7 и 8 лет после операции. Таким образом, я сегодня буду сообщать не о каких-нибудь первоначальных явлениях, связанных со случайными послеоперационными последствиями, а о стойких явлениях держащихся после экстирпации мозжечка на протяжении многих месяцев и лет. Затем мы имели в оставленном нам научном наследии определенные физиологические концепции, которые чужды заграничным школам, что лишало их возможности истолковать разнообразный и разнородный материал с точки зрения единой общей теории. Помогали, конечно, нам в значительной степени и методологические установки, характерные для всей нашей советской науки.

И вот эти обстоятельства позволяют мне сегодня выступить с обзорным докладом, который, как мне кажется, должен показать возможность дальнейшей разработки этой важной проблемы по целому ряду путей, выяснившихся в результате наших исследований. Я считаю свой доклад не завершающим докладом, который ставил бы точки над вполне исчерпанными вопросами, а представляю его как обзор, намечающий ряд новых линий исследования.

Если обратиться к истории изучения функций мозжечка, то нужно будет подчеркнуть, что с первых же шагов физиологического анализа и

[1] Доклад на общем собрании Академии наук СССР 28 июня 1940 г. Усп. совр. биол., т. 13, в. 2, 1940, стр. 207. (*Ред.*).

истолкования фактических данных и в физиологии, и в клинике сложилось представление о мозжечке как об органе моторной деятельности по преимуществу. Занявшись изучением функций мозжечка, мы должны были прежде всего констатировать бесспорную правильность всей той картины двигательных расстройств, которая была дана классиками физиологии при описании безмозжечковых животных. Вся эта классическая картина, описанная впервые итальянским физиологом Лючиани, нами (К. И. Кунстман и Л. А. Орбели) полностью подтверждена за исключением некоторых деталей. Как в условиях полной или частичной экстирпации мозжечка, так и в условиях искусственного раздражения мозжечка мы наталкиваемся всегда на нарушение моторной деятельности. Именно, раздражение мозжечка сопровождается своеобразными, медленными тоническими движениями, медленно развивающимися и упорно держащимися, изменениями в положении конечностей, в активности мышц, в сохранении той или иной позы. При экстирпации мозжечка бросаются в глаза тяжелые двигательные расстройства, которые характеризуются термином «мозжечковая атаксия». Бросается в глаза потеря животным способности ходить правильно по прямой линии, держать туловище на конечностях на каком-то определенном уровне высоты; животное качается, то прижимается к земле, то поднимается, поднимает конечности выше, чем нужно, раскачивается из стороны в сторону, сплошь и рядом у него конечности переплетаются, левая конечность заходит за среднюю линию вправо, правая — за среднюю линию влево. Эта шатающаяся, как бы пьяная походка является характерной для животного, лишенного мозжечка.

В этой атаксии удается рассмотреть несколько отдельных моментов, которые являются взаимно тесно переплетенными и взаимно друг друга обусловливающими. В этой атактической походке безмозжечковых животных мы улавливаем элементы количественного изменения мышечного тонуса, мы улавливаем элементы неправильного расчета размаха и количества движений, мы улавливаем элементы быстрой утомляемости двигательного аппарата, мы имеем элементы неправильной оценки положения конечностей. Вот основные моменты, из которых слагается эта атактическая походка. Но при более детальном осмотре и наблюдении за безмозжечковыми животными обращает на себя внимание еще одна особенность, которая больше всего и дала, вероятно, повод рассматривать мозжечок как координирующий центр, — это то, что нет достаточного согласования между деятельностью отдельных рефлекторных дуг. Если у нормального, вполне благополучного животного, имеется такая слаженность всего рефлекторного прибора, при которой невозможны взаимные помехи рефлексов друг другу, то у безмозжечковых животных резко проявляется картина одновременного возникновения и конфликта между антагонистическими рефлексами. Те конфликты, которые в норме оказываются улаженными внутри центральной нервной системы, внутри даже спинного мозга, у животного, лишенного мозжечка, выносятся наружу, и мы наблюдаем картину, когда начавшийся рефлекторный акт сталкивается с предшествующим ему еще не закончившимся рефлекторным актом или является фоном, на котором разыгрывается новый рефлекторный акт. При этом не присходит той гладкой, слаженной смены рефлексов друг другом, которая определяет нормальную координированную деятельность, а мы видим у мышечного аппарата тенденцию участвовать одновременно в различных, друг другу мешающих, рефлексах.

Если присмотреться ближе к движениям, которые выполняют безмозжечковые животные, то можно обнаружить еще одну маленькую, но очень важную деталь — это неспособность легко и гладко переходить

от движения к стоянию и от стояния к движению, затруднения при попытке из стоячего положения перейти к лежачему и от лежачего к стоячему.

Всякое изменение исходного состояния представляет для безмозжечкового животного известные затруднения, и мы не видим той гладкой, пластичной, правильной деятельности, которая характерна для нормальных животных. Все эти явления заставили авторов, работавших во второй половине прошлого столетия, разложить общую картину мозжечковых двигательных расстройств на ряд явлений, которые они характеризовали как атонию, астению, астазию, адинамию, дизметрию, т. е. целый ряд симптомов, которые указывают, подчеркивают отдельные стороны расстройства, именно потерю тонуса (атония), недостаточную способность оценивать силу движения (дизметрия), слабость двигательного аппарата (астения), выражающуюся в том, что животное, проделав ряд двигательных эффектов, быстро утомляется, сваливается с ног, лежит, и астазию — симптом, характеризующийся тем, что животное не может неподвижно стоять и производит целый ряд качательных и дрожательных движений.

Хотя в основных линиях мы сходимся с Лючиани, в анализе и толковании описанных явлений нам пришлось пойти по несколько иному пути. Прежде всего мы должны внести поправку, подчеркнутую и рядом других исследователей, что об атонии, т. е. о потере мышечного тонуса, приходится говорить только в первые дни после экстирпации. Что касается более позднего периода, то, как показывают и непосредственные простые наблюдения (К. И. Кунстман и Л. А. Орбели и др.), и точные измерения мышечного тонуса (Д. Г. Шмелькин), об атонии и даже о гипотонии говорить не приходится. Мышечный тонус оказывается более высоким, значительно более высоким, чем у нормальных животных. Но вместе с тем характерным для безмозжечковых животных является неправильное распределение мышечного тонуса между отдельными мышечными группами, а в результате — неправильные позы, неправильная постановка конечностей при стоянии, столь характерная для безмозжечковых животных. Следовательно, приходится говорить не об атонии или гипотонии, а, с одной стороны, о гипертонии как о повышении тонуса и, с другой стороны, о дистонии как о неправильном его распределении. Но значительно более характерным является ослабление способности управлять этим тонусом. Нормальное животное характеризуется тем, что может легко переходить из стоячего в сидячее и из сидячего в лежачее положение, не подвергая части своего тела ушибам. Животное может так быстро и вместе с тем плавно ослаблять напряжение разгибательных мышц, что туловище постепенно опускается и ложится на пол. Безмозжечковое животное, намереваясь лечь, в течение долгого времени делает какие-то усилия, не может ослабить разгибательного тонуса своих ног, потом вдруг сразу расслабляет его и валится на пол. При этом внезапное и нерегулируемое ослабление тонуса бывает настолько резким, что животное ударяется грудью и головой о землю и часто наносит себе тяжелые ушибы. А в дальнейшем мы видим борьбу с этим явлением не столько в форме восстановления этой способности регулировать тонус, сколько в форме ряда окольных приемов. Животное, вместо того, чтобы плавно ослабить свой тонус и лечь на землю, начинает скользить всеми конечностями в разные стороны и таким образом расползается, распластывается на земле; или оно подходит к стене и, прислонясь к ней, постепенно сползает на пол. Такие искусственные приемы осуществляются за счет высших отделов центральной нервной системы, а именно за счет больших полушарий головного мозга. Животное проделывает новую работу для того, чтобы покрыть недостаток

в управлении тонусом. Это весьма характерное явление для безмозжечкового животного (К. И. Кунстман и Л. А. Орбели).

Для правильной оценки механизма двигательных расстройств при экстирпации мозжечка существенно важны следующие факты, установленные моими сотрудниками. Экстирпация мозжечка ведет к нарушению хронаксии двигательных нервов и мышц: при наличии изохронизма может наступить гетерохронизм, и наоборот; хронаксия и нервов, и мышц чаще всего удлиняется, но может иметь место и укорочение. Резко возрастает диапазон колебаний. Изменяются соотношения между величинами хронаксий нерва и мышцы, причем нередко имеет место извращение (хронаксия нерва может оказаться длиннее хронаксии мышцы). Изменяются и колеблются в очень широких пределах соотношения хронаксии сгибателей и разгибателей (М. Б. Тетяева, Ц. Л. Янковская и Е. А. Столярская).

Опыты с раздражением также дают картину больших сдвигов величины хронаксии с изменением соотношений между хронаксией нерва и мышцы и между хронаксией антагонистических мышц (А. М. Зимкина и Е. А. Столярская).

Опыты с одновременной регистрацией антагонистических мышц (двух симметричных флексоров или флексора и экстензора одной и той же стороны) показывают, что наблюдаемые в норме при контрольных раздражениях афферентного нерва реципрокные отношения антагонистов снимаются раздражением мозжечка, но в последействии сменяются еще более выраженной реципрокностью (Р. С. Мнухина). Это влияние мозжечка на интрацентральные распределения очагов возбуждения и торможения может помочь пониманию некоторых деталей мозжечковой атаксии, таких, как неправильная постановка конечности по отношению к средней линии (нарушение соотношений между аддукторами и абдукторами), застревание конечностей в процессе ходьбы в экстензорном или флексорном положении, попеременные приседания и поднятия зада и т. д.

Существенно важные явления, свидетельствующие о ненормальной иррадиации возбуждения в спинном мозгу или, быть может, о таких же нарушениях реципрокности, выявились при изучении рефлексов коленных, надкостничных и кожных. Обнаружились не только количественные, но и качественные изменения: 1) изменение «фигуры» рефлексов (reflex figure Шеррингтона) — включение в рефлекторный акт добавочной мускулатуры и в результате замена чистой флексии или экстензии на флексию и экстензию с аддукцией или абдукцией, с передвижением конечности в оральном или аборальном направлении; 2) появление перекрестных рефлексов; 3) устранение взаимного выключения коленных рефлексов правой и левой сторон при одновременных серийных раздражениях обоих пателлярных сухожилий (Р. С. Мнухина, В. Э. Маевский, Ц. Л. Янковская).

Что можно было вывести из этих фактов?

На основании простых наблюдений классик этого вопроса Лючиани сделал заключение, что мозжечок нужно рассматривать как орган, по преимуществу регулирующий функциональное состояние других отделов центральной нервной системы и скелетной мускулатуры и таким путем управляющий двигательным аппаратом.

Лючиани отрицал сколько-нибудь значительное участие мозжечка в регуляции так называемых вегетативных функций организма: дыхания, пищеварения, кровообращения, обмена веществ и т. д. Однако в литературе имеется немало данных, свидетельствующих о вегетативных сдвигах

как при раздражении, так и в результате экстирпации мозжечка. Да и сам Лючиани такие сдвиги наблюдал, но считал их побочными осложнениями.

Наши исследования, подтвердившие полностью классическую картину моторных расстройств, были направлены также и в сторону изучения вегетативных функций. Мы обратили внимание на то, что при экстирпации мозжечка выступают те или другие явления, свидетельствующие о поражении вегатативной нервной системы (К. И. Кунстман и Л. А. Орбели). Точно так же и опыты с искусственным раздражением мозжечка убеждали нас в том, что всякое прикосновение к мозжечку сопровождается целым рядом вегетативных явлений (А. М. Зимкина и Л. А. Орбели). Мы занялись систематическим изучением вопроса о вегетативных функциях мозжечка и сделали это, используя всю знакомую нам физиологическую методику, в частности длинный ряд физиологических операций, которые были выработаны И. П. Павловым при исследовании функций пищеварительного аппарата. Все эти операции нами использованы в применении к животным, лишенным мозжечка, т. е. мы произвели операцию экстирпации мозжечка в комбинации с той или иной операцией, позволяющей изучать функцию пищеварительного аппарата. Далее мы комбинировали раздражение мозжечка с применением различных приемов исследования сосудистой системы. В результате мы имели возможность прийти к утверждению, что все решительно вегетативные функции организма находятся под контролем мозжечка и мозжечок нужно рассматривать не как орган, имеющий отношение только к моторной функции организма, а как универсальный регулятор всех решительно отправлений живого организма, как анимальных, так и вегетативных. В этом отношении у нас накопился богатейший материал. Нам удалось показать, что работа желудочных желез, двигательная работа желудка, двигательная и секреторная работа тонких кишок — все эти стороны деятельности пищеварительного тракта находятся под контролем мозжечка и при экстирпации мозжечка претерпевают существенные и резкие сдвиги (Л. Г. Воронин, М.-Дж. Кашкай, М. М. Рейдлер). Удалось далее показать, что и при искусственном раздражении мозжечка моторная функция кишечника претерпевает изменения (Л. Г. Воронин и А. М. Зимкина).

Расстройства, наблюдающиеся у животных после потери мозжечка, носят чрезвычайно разнообразный характер. Нельзя сказать, что выпала та или иная функция пищеварительного тракта или выпала функция того или иного отдела пищеварительного тракта. Наоборот, все функции выполняются, никакого выпадения какой-нибудь функции никогда не бывает, но все функции претерпевают те или иные количественные изменения и при этом количественные изменения, направленные в разные стороны. Если вы имеете животное, которое характеризуется особенно бурной моторной деятельностью пищеварительного тракта, экстирпация мозжечка ведет к задержке этого процесса. И наоборот, если вы имеете дело с атоническим животным, со слабо выраженной моторной деятельностью, то экстирпация мозжечка эту деятельность может усилить. Если вы имеете дело с животным, у которого периодическая деятельность пустого пищеварительного тракта протекает совершенно правильно, вы после экстирпации мозжечка подметите нарушение этих правильных периодов. И наоборот, животное с нерегулярной периодикой пищеварительного тракта после экстирпации обнаруживает более или менее правильные периоды (М.-Дж. Кашкай). Такое различное направление количественных отклонений является характерным для экстирпации мозжечка.

Бросается в глаза, что нарушенной является не только сама по себе функция, но и основные функциональные свойства. Это вы можете прямо

проверить путем оценки отношения секреторных элементов к таким вегетативным ядам и гормонам, как питуитрин, ацетилхолин, адреналин и пилокарпин. Вы видите, что у безмозжечковых животных реакция на эти гормоны, медиаторы и вегетативные яды оказывается резко нарушенной. Если вы комбинируете действие этих химических агентов с какой-нибудь нормальной функцией, с какими-нибудь физиологическими раздражителями деятельности того или иного отдела пищеварительного тракта, то вы увидите, что нормальные взаимоотношения оказываются резко расшатанными и безмозжечковое животное может обнаружить такую бурную реакцию в ответ на вегетативное раздражение, какой вы не обнаружите у нормального животного.

Действие болевых раздражителей, которое сопровождается целым рядом физиологических эффектов и, как показали исследования ряда лабораторий, в том числе и наших, ведет к большим вегетативным и эндокринным сдвигам, также обнаруживает резкую разницу в реакции животного до и после разрушения мозжечка (М. М. Рейдлер).

В отношении обмена веществ у нас имеются данные, свидетельствующие о повышении основного обмена у безмозжечковых собак (И. А. Барышников), о повышенной гликемической реакции на сахарные нагрузки (Г. А. Альтерман и Ц. Л. Янковская), о пониженной реактивности на инсулин (В. Э. Маевский), об изменении коэффициента К/Са в крови у безмозжечковых собак (Ц. Л. Янковская).

В отношении терморегуляции констатировано резкое отставание терморегуляции у безмозжечковых (В. Э. Маевский) и повышение температуры при раздражении мозжечка у собак с хронически укрепленными электродами (М. И. Сапрохин).

Перейдя к сосудистой системе, мы установили, что регуляция кровяного давления (физиологический процесс, чрезвычайно важный для поддержания благополучия организма) находится также под контролем мозжечка. Все сосудистые рефлексы, которые гарантируют организму поддержание постоянного уровня кровяного давления, которые позволяют животному на всякое вмешательство, повышающее давление, отвечать понижением давления и на всякое вмешательство, понижающее давление, отвечать повышением давления, в частности рефлексы сино-каротидные, оказываются после раздражения мозжечка количественно резко сдвинутыми (А. А. Михельсон и В. В. Тихальская, А. М. Зимкина и А. А. Михельсон).

Раздражение мозжечка чаще всего ведет к усилению рефлекторных сосудистых реакций, но при большом исходном их выражении может вести к ослаблению эффектов. Кроме того, было отмечено, что при устойчивом исходном уровне кровяного давления повторные раздражения мозжечка создают условия для возникновения волн третьего порядка и, наоборот, при наличии волн в исходном фоне ведут к их сглаживанию и к созданию устойчивого давления.



Следовательно, контролирующей и регулирующей деятельности мозжечка подвержены не только анимальные, но и вегетативные функции организма. Это обстоятельство важно по двум причинам. Во-первых, оно подчеркивает универсальный характер влияния мозжечка и, во-вторых, позволяет нам ближе подойти и к выяснению механизма мозжечковой регуляции. Когда мы на основании изучения одной моторной деятельности пытаемся оценить характер двигательных расстройств и понять регулирующее влияние мозжечка, у нас может возникнуть предположение, что эта регуляция основана только на непосредственном взаимодействии крупных отделов центральной нервной системы, как мозжечок

и большие полушария головного мозга, как мозжечок и продолговатый мозг, мозжечок и спинной мозг.

Если мы наталкиваемся на целый ряд фактов, свидетельствующих о влиянии мозжечка на вегетативные функции всего организма, то перед нами встает возможность истолкования регулирующего влияния мозжечка как основанного на вмешательстве вегетативной нервной системы, т. е. мы можем себе представить, что даже влияние мозжечка на анимальные функции, и на моторную деятельность в частности, осуществляется через посредство вегетативной нервной системы. В этом наш подход, конечно, должен резко отличаться и отличается от того подхода, который мы видели у прежних авторов и встречаем даже сейчас у большинства авторов за границей.

Дело в том, что на основании известных теоретических предположений, высказанных И. П. Павловым, а также на основании ряда теоретических соображений, возникших у меня, мне и моим сотрудникам на протяжении почти 20 лет удалось собрать громадный фактический материал, свидетельствующий о том, что вся анимальная система — мышцы, нервы, рецепторы, центральная нервная система, начиная от спинного мозга и кончая большими полушариями головного мозга, находятся под регулирующим или, как мы теперь можем точнее характеризовать, адаптационно-трофическим влиянием симпатической и парасимпатической нервной системы. Иначе говоря, те отделы нервной системы, которые до настоящего времени рассматривались как управляющие исключительно вегетативными функциями, распространяют свое влияние и на органы анимальной жизни. Со стороны вегетативной нервной системы мы имеем управление не только общими вегетативными функциями, но и вегетативными функциями каждой отдельной ткани. А это ведет к изменению функциональных свойств всех возбудимых тканей (Л. А. Орбели).

Далее вся высшая нервная деятельность, выражающаяся в выработке новых, приобретенных связей, индивидуальных рефлексов, в переоценке нашего отношения к внешнему миру — все эти сложные процессы, лежащие в основе нашей психической деятельности, находятся под непосредственным регулирующим влиянием симпатической (Э. А. Асратян), а вероятно, и парасимпатической нервной системы. В этом, конечно, ничего удивительного нет, и для представителей медицины это обстоятельство является и вполне приемлемым, и вполне вяжущимся с общими представлениями, и вместе с тем дающим возможность объяснения целого ряда патологических состояний в сфере как анимальных, так и вегетативных функций.

Но это обстоятельство заставляет нас задуматься относительно роли мозжечка. Естественно возникает вопрос: если мозжечок является органом, влияющим на вегетативные функции, то не происходит ли и регуляция деятельности моторного аппарата через посредство вегетативной системы? С другой стороны, встает вопрос: не распространяется ли действие мозжечка также и на чувствительные функции?

Первый классик учения о мозжечке Лючиани отрицал участие мозжечка в чувствительных функциях. Между тем наш анализ показывает, что это отрицание было основано на строго определенном понимании вопроса об участии того или иного отдела центральной нервной системы в чувствительных функциях. Конечно, если мы станем на точку зрения искания — не представлен ли какой-нибудь из органов чувств исключительно в мозжечке, не приводит ли экстирпация мозжечка к выпадению какого-нибудь вида чувствительности, то должны будем сказать, что мозжечок не имеет никакого отношения к чувствительности, ибо нет та-

кого органа чувств, который был бы представлен исключительно в мозжечке и не был бы представлен в больших полушариях. Наоборот, все органы чувств представлены в больших полушариях и большие полушария являются органом, воспринимающим все виды чувствительности. Но это не исключает возможности и действительного существования иных форм вмешательства мозжечка в чувствительные функции.

С одной стороны, мы знаем, что много афферентных волокон отщепляется от кортикопетальных путей и идет в мозжечок, с другой стороны, вегетативная нервная система посылает свои волокна к рецепторам, к афферентным волокнам, к тем участкам центральной нервной системы, которые представляют собой проекцию органов чувств в коре больших полушарий. Мы знаем, что эти волокна не только существуют, но и оказывают определенное влияние на функциональное состояние всех чувствительных аппаратов. Следовательно, можно себе представить, что имеют место рефлекторные влияния через мозжечок на вегетативную систему и на чувствительные аппараты. И действительно, целый ряд специальных исследований, проведенных моими сотрудниками над различными органами чувств, показал, что после экстирпации мозжечка наблюдаются расстройства чувствительности того же порядка, как и после иссечения различных отделов симпатической нервной системы, т. е. опять-таки мы имеем дело не с выпадением какого-либо вида чувствительности, а с резкими количественными сдвигами в порогах и хронаксии. И что особенно важно — отсутствует та стабильность чувствительности, которая характерна для нормального животного и которая поддерживает чувствительные функции на определенном среднем уровне (М. Б. Тетяева и Ц. Л. Янковская).

После экстирпации мозжечка мы имеем такие большие скачки в порогах и в хронаксии рецепторов, которые заставляют считать мозжечок органом, осуществляющим контроль над чувствительностью. Это ведет к тому, что различные рефлекторные акты, вызываемые теми или иными раздражителями, носят совершенно хаотический характер: вы получаете то чрезвычайно сильные, то чрезвычайно слабые рефлексы, получаете чередование резких эффектов с полным выпадением, значительные колебания в течение одного и того же дня, получаете неравномерное распределение чувствительности между отдельными частями организма, при этом такие, которые в течение дня несколько раз перераспределяются. Следовательно, нет способности удерживать чувствительные функции на определенном константном среднем уровне, нет способности удерживать определенную разноценность различных участков и равноценность симметрических частей. В силу этого рефлекторная деятельность оказывается вообще нарушенной. Особенно это касается кожной чувствительности и проприоцептивной чувствительности двигательного аппарата.

Результатом этого в значительной степени являются те моторные расстройства, о которых я говорил. В ответ на каждое движение центральная нервная система получает импульсы со стороны двигательного аппарата; сокращение мышц, натяжение сухожилий, смещение связок являются источником целого ряда чувствительных импульсов, которые вызывают вторичные рефлекторные реакции, и таким образом каждый рефлекс обеспечивает нормальный переход к последующей цепи рефлексов. Эти цепи рефлексов оказываются резко нарушенными при экстирпации мозжечка, они могут носить ненормально затянутый и усиленный характер, в результате чего получается картина многократного ритмического повторения движений.

Анализ в дальнейшем показал, что в сущности мы имеем совершенно своеобразное расстройство функционального состояния двигательных и чувствительных нервов, мышц, рецепторов, высших и низших отделов центральной нервной системы. Речь идет о потере стабилизации, о потере способности удержания на каком-то среднем нормальном уровне, который характерен для нормального животного. Безмозжечковое животное характеризуется полной расхлябанностью функциональных отношений, которые колеблются под влиянием тех или иных условий в очень резких пределах.

Удаление мозжечка ведет к длительным, хроническим, стойким и почти неизгладимым изменениям всех функциональных свойств, всех частей рефлекторных дуг. Это утверждение базируется на опытах, в которых было произведено определение порогов чувствительности или порогов рефлекторной возбудимости по отношению к различным внешним раздражителям: электрическому раздражению, термическим и механическим агентам. Оказывается, что во всех этих случаях обнаруживаются резкие уклонения от нормы, прежде всего в сторону резкого повышения порогов возбудимости. Что особенно характерно, одно и то же животное в различные дни своего существования и даже в течение одного и того же дня может обнаруживать чрезвычайно большие колебания порогов, и для безмозжечкового животного характерно не столько изменение порогов в какую-нибудь определенную сторону, в сторону повышения или понижения, а в первую очередь характерно именно увеличение диапазона колебаний в порогах, увеличение амплитуды между минимумом и максимумом, причем в каждый данный день возбудимость может представлять большие колебания. Получается картина, которую один из наблюдавших работу посетителей удачно обозначил словами «чувствительная атаксия».

В наших исследованиях выступило еще одно характерное обстоятельство. Важно подчеркнуть, что в истории развития мозжечка мы устанавливаем следующие важные отношения: мозжечок высших позвоночных нужно рассматривать как состоящий из двух разделов — одного древнего, свойственного низшим формам и сохранившегося у высших представителей животного мира, и другого, относительно молодого, который появился на поздних этапах развития и оказывается сильнее выраженным именно у высших представителей позвоночных. Развитие этого второго, молодого отдела находится в прямой связи с развитием больших полушарий мозга. В то время как филогенетически древний раздел мозжечка — червь — может быть в значительной степени развит у низших позвоночных, в зависимости от условий их существования, так называемые полушария мозжечка приобретают более или менее значительное развитие только параллельно с бо́льшим или меньшим развитием больших полушарий головного мозга.

Это обстоятельство заставляет думать о том, не следует ли признать известное различие и в функциях этих двух отделов мозжечка. Мне кажется, что данные, которые нами накоплены, дают нам право подойти уже с известной уверенностью и к этому вопросу. Именно, если вспомнить о тех изменениях в вегетативной жизни и в функциональных свойствах основных органов нашего тела, в том числе анимальной жизни, о которых я только что говорил, о тех изменениях, которым мы даем название «адаптационно-трофические изменения», то можно думать, что филогенетически древняя часть мозжечка в основном с этими функциями и имеет дело. Она является регулятором функционального состояния всех решительно органов нашего тела.

Что же касается молодой части, в истории своего развития связанной с большими полушариями, то надо думать, что и в функциональном отношении должна существовать какая-то зависимость между полушариями мозжечка и полушариями головного мозга. И тут, естественно, напрашивается мысль, которая находит себе оправдание в фактическом материале.

Мы знаем, что большие полушария головного мозга являются органом, который обеспечивает организму возможность индивидуального функционального приспособления к новым условиям существования. Если за счет подкорковых областей центральной нервной системы организмы способны выполнять чрезвычайно сложные рефлекторные деятельности, иногда связывающиеся в большие длинные цепи и носящие характер врожденных, наследственно фиксированных форм поведения, то за счет больших полушарий происходит выработка новых форм деятельности, которые И. П. Павлов обозначил термином «условные рефлексы», и складывающихся из них приобретенных форм поведения.

Действительно, мы видим, что для того, чтобы существовать в тех условиях, которые характеризуют настоящий этап, организмы должны были выработать у себя и выработали способность перестраивать устаревшие координационные отношения, перестраивать старые, врожденные формы поведения и заменять их новыми. И вся наша жизнь является свидетельством того, как по мере усложнения функций организма, по мере повышения уровня эволюционного развития мы видим все большее и большее развитие этой способности ликвидировать врожденные формы поведения и заменять их новыми. Максимального развития эта способность достигает, конечно, у человека, который использует свои конечности, в особенности руки, для некоторых специальных форм движения, для трудовых движений, характеризующих каждый отдельный индивидуум и резко отличающих этот индивидуум от других, чего нет у низших позвоночных. Совершенно понятно, что этот процесс перестройки координационных отношений, процесс замены одних рефлекторных актов другими, замены одних форм движения другими формами движения требует определенной борьбы, требует подавления старых форм новыми. Хотя в основном этот процесс протекает благодаря деятельности больших полушарий, но для одних больших полушарий этот процесс оказывается затруднительным, требуется помощь другой важной надстройки над основной частью мозга, именно мозжечка. Животные, лишенные мозжечка, характеризуются тем, что они не способны подавлять в надлежащей мере старые, врожденные отношения, старые рефлекторные акты. Рефлексы, неизбежно возникающие в результате того, что каждое движение является толчком для возникновения вторичного двигательного акта, оказываются непреодолимыми для безмозжечкового животного, и, начав какой-либо двигательный акт, оно оказывается жертвой своих врожденных координационных отношений. Это — существенная сторона мозжечковой атаксии, недостаточно оттененная нашими предшественниками. Для мозжечковой атаксии характерно именно то обстоятельство, что во время какого-нибудь двигательного акта врываются двигательные элементы, свойственные прежнему этапу существования и ненужные на данном этапе. И таким образом при всяком движении сталкиваются конкурирующие рефлексы и происходит внешняя мышечная борьба, которая отсутствует у нормального животного. Следовательно, мы должны представить себе, что экстирпация или повреждение мозжечка создает то состояние, которое в Англии и в Америке авторы характеризовали словами «release phenomenon», т. е. явление раскрепощения, освобождения старых

рефлекторных движений. Целые группы деятельностей, которые в норме оказываются угнетенными, подавленными, вырываются, по нашим наблюдениям, на сцену, когда отсутствует мозжечок. Специальный анализ позволяет нам утверждать, что это именно так.

Моими сотрудниками был проведен целый ряд систематических исследований над сухожильными, надкостничными и вестибулярными рефлексами, рефлексами, которые обеспечивают нормальные взаимоотношения частей двигательного аппарата, которые обеспечивают нормальное положение головы в пространстве, обеспечивают удержание определенного положения туловища по отношению к голове и т. д. Мы натолкнулись у безмозжечковых животных не только на изменения силы этих рефлексов, но и на качественное их изменение и на выявление целого ряда рефлекторных актов, не наблюдаемых в норме (В. Э. Маевский). Врожденные рефлексы оказываются действительно раскрепощенными и освобожденными и могут врываться при каждой попытке сделать то или иное движение.

Итак, оказывается, что взаимоотношения между полушариями мозжечка и большими полушариями мозга сводятся к тому, что мозжечок является пособником больших полушарий в деле подавления врожденных координационных отношений и обеспечения возможности создавать новые координационные связи. Это обстоятельство находит себе подтверждение в исследованиях, направленных на то, чтобы непосредственно оценить влияние мозжечка на функции больших полушарий мозга. Одна работа касалась условнорефлекторной деятельности слюнной железы. Мы нарочно взяли слюнную железу как орган, хорошо изученный И. П. Павловым, а с другой стороны, не связанный с моторным аппаратом и поэтому не затрудняющий исследование сложными расстройствами двигательной механики. И вот оказалось, что условнорефлекторная деятельность претерпевает при экстирпации мозжечка расстройства того же порядка, как и при выключении симпатической нервной системы (Н. Н. Лившиц).

Второе важное обстоятельство заключается в том, что в опытах с хроническим введением электродов в большие полушария мозга и в мозжечок удалось показать, что при раздражении мозжечка на ходу у совершенно благополучного животного констатируются резкие изменения хронаксии двигательной области больших полушарий (М. И. Сапрохин).

Таким образом, двумя путями было доказано, что, действительно, между мозжечком и большими полушариями мозга существуют определенные взаимоотношения, которые сводятся к тому, что мозжечок влияет на большие полушария. Наряду с этим, когда мозжечок экстирпирован, выступает факт освобождения низших отделов центральной нервной системы от влияния больших полушарий. Вот это является свидетельством того, что взаимоотношения между мозжечком и большими полушариями головного мозга чрезвычайно сложны, разнообразны и, вероятно, основаны на различных механизмах.

Переходя теперь к оценке механизмов этих взаимоотношений, мы должны, с одной стороны, помнить о возможности непосредственного их взаимодействия за счет интрацентральных связей, с другой стороны, принять во внимание влияние на вегетативные и анимальные органы, которые мозжечок осуществляет через симпатическую нервную систему, что заставляет допустить возможность влияния мозжечка на другие части центральной нервной системы через окольные, периферические симпатические пути.

Наконец, в последнее время у нас накопился ряд фактов, которые заставляют нас допустить еще и третью возможность, а именно: во многих случаях можно было констатировать влияние мозжечка на периферические органы, лишенные непосредственной нервной связи с центральной нервной системой (А. М. Зимкина). Это заставляет нас думать о том, что при раздражении мозжечка могут возникать какие-то гуморальные влияния, какие-то химические сдвиги в организме, которые через кровяной ток воздействуют на периферические органы и вызывают в них такие же эффекты, какие вызывает симпатическая нервная система. Наряду с этим экстрагирование мозгового вещества из различных частей центральной нервной системы убедило нас в том, что экстракты из мозжечка в смысле своих физиологических свойств несколько отличаются от экстрактов других частей центральной нервной системы. Именно, если для экстрактов из всех отделов, в том числе из мозжечка, характерно проявление таких эффектов, которые мы привыкли относить к ацетилхолину, то для мозжечкового экстракта характерно то, что наряду с этим он обнаруживает эффекты, свойственные адреналиноподобным веществам. Ацетилхолиноподобное действие мозжечкового экстракта выражено значительно слабее, чем адреналиноподобное, и слабее, чем ацетилхолиноподобное действие экстрактов из других частей мозга. Предварительное электрическое раздражение мозжечка ведет к изменению эффективности экстрактов (А. М. Зимкина).

Таким образом, перед нами встает новая проблема — проблема выяснения роли мозжечка как органа, создающего известные сдвиги или путем непосредственного выделения каких-то физиологически активных веществ, или путем влияния на органы внутренней секреции (это пока мы еще с точностью утверждать не можем), но во всяком случае факт химической регуляции является не только не исключением, но в высокой степени вероятным.

Для оценки механизма мозжечковых влияний не лишено большого значения то обстоятельство, что экстирпация мозжечка и десимпатизация конечности ведут к сходным явлениям и при комбинированном осуществлении, независимо от порядка выполнения операций, сильно углубляют картину и устраняют наступившую частичную компенсацию нарушений. Единственным пока, может быть кажущимся, исключением являются волосковые рефлексы, на которые эти операции влияют в противоположном направлении, давая при последовательном применении выравнивание нарушений (М. Б. Тетяева и Ц. Л. Янковская).

Вот в основном те фактические находки, которые нам удалось сделать на протяжении последних двенадцати лет и которые позволили нам объединить учение о функциях мозжечка с нашими современными представлениями об адаптационно-трофической роли нервной системы, объединить функции мозжечка с вегетативной нервной системой, установить управление вегетативными функциями, установить конкретные случаи взаимоотношений между мозжечком и большими полушариями мозга и, таким образом, проанализировать те формы помощи, которые оказывает мозжечковая надстройка функциям больших полушарий мозга.

Чтобы закончить фактическую картину, я должен добавить еще то обстоятельство, что моим сотрудникам удалось установить и обратный факт — удалось установить факт влияния симпатической нервной системы на функции мозжечка. В этом отношении мозжечок также не представляет исключения. Если мы установили, что спинной, продолговатый, промежуточный и большой мозг находятся под контролем симпатической нервной системы, которая регулирует их функциональное состояние, то

нет ничего противоестественного в том, чтобы и мозжечок в своем функциональном состоянии регулировался со стороны симпатической нервной системы. И действительно, опыт показывает, что раздражение головного конца шейного симпатического нерва вызывает резкие количественные изменения в осуществлении мозжечковых функций. Раздражая как в остром, так и в хроническом опыте мозжечок и наблюдая его эффекты, можно видеть, что они претерпевают большие количественные сдвиги под влиянием раздражения шейного симпатического нерва (М. И. Сапрохин). Это обстоятельство является для нас в высшей степени важным, потому что дает нам возможность говорить о второй кольцевой зависимости в нашей нервной системе. Раньше нам удалось установить кольцевую зависимость между подбугорной областью мозга и симпатической системой. Гипоталамус является источником возникновения симпатических импульсов, посылает их по симпатической нервной системе ко всем органам и получает обратно (В. В. Стрельцов), в результате чего сам изменяет свое функциональное состояние. А это может выразиться в том, что первоначальные симпатические импульсы усиливаются, а может быть, постепенно повышая свою возбудимость, гипоталамус может довести себя до такой степени возбуждения, которая приведет к известному внешнему взрыву, что мы сплошь и рядом и имеем как в условиях эксперимента, так и в клинике в виде аффективного патологического состояния.

Теперь мы устанавливаем такую же кольцевую зависимость: мозжечок—симпатическая нервная система—мозжечок. Имеется возможность повторного прохождения импульса по этому кольцу и, следовательно, постепенного наслоения эффектов друг на друга и доведение их до крайних степеней развития.

Вот те основные фактические данные, которые мы нашли, и те проблемы, которые перед нами стоят. Эти проблемы заключаются в точном выявлении механизма взаимоотношений, выявлении, в какой мере эти взаимоотношения между мозжечком и другими частями центральной нервной системы обусловлены непосредственными интрацентральными связями, в какой мере они обусловлены вмешательством симпатической или парасимпатической системы, в какой мере они обязаны вмешательству химических моментов и химической регуляции в организме, а в последнем случае — в какой мере эта химическая регуляция обусловлена попросту влиянием мозжечка на эндокринные органы и в какой мере сам мозжечок является непосредственным источником возникновения физиологически активных веществ. К разрешению этих проблем мы и приступаем сейчас для дальнейшего истолкования имеющихся у нас фактов.

Особый интерес представляет вопрос о взаимоотношениях между мозжечком и гипоталамусом как общепризнанным высшим очагом вегетативной нервной системы. Имеется ли здесь начало подчиненности или параллелизма в управлении одними и теми же функциями на разных основаниях? Наконец, последний и наиболее важный вопрос: как сложились эти взаимоотношения и обеспечивающие их механизмы в истории развития организмов и как они развиваются в онтогенезе?

Сравнительно-физиологическое изучение мозжечковых функций необходимо проводить не только в обычно принятой форме сравнения функций мозжечка позвоночных, но и в форме изучения роли и механизма действия ганглиозных образований беспозвоночных. Я всегда подчеркиваю необходимость подбора материала не только по одной линии филогенетического развития, а путем сознательного использования и представителей различных линий развития, для того чтобы в отчетливо выраженных

функциональных особенностях других линий найти объяснение подчас трудно понятным деталям функций позвоночных.

В данном случае для нас особый интерес представляют нервные ганглии некоторых моллюсков, которые показывают отчетливую картину управления автоматически работающим локомоторным аппаратом путем регуляции функционального состояния других ганглиев и локомоторной мускулатуры. Я и позволяю себе сделать вывод, что две большие надстройки над основным нервным прибором позвоночных отражают в себе два различных пути развития: большие полушария мозга — путь развития уточненного и легко дифференцируемого пускового механизма, а мозжечок — путь развития адаптационно-трофического прибора, аналогичного типичным для моллюсков, а может быть и для некоторых других беспозвоночных, ганглиям.

Литература

Асратян Э. А. (1930), Арх. биол. наук, т. 30, № 2, стр. 243.
Асратян Э. А. (1934). Матер. V Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. и автореф., М.—Л., стр. 63.
Барышников И. А. (1946), Физиол. журн. СССР, т. 32, стр. 213.
Беленькая С. Э. и А. М. Зимкина (1938), Тез. докл. 3-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 78.
Воронин Л. Г. (1938), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, № 1—2, стр. 3.
Воронин Л. Г. и А. М. Зимкина (1938), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, № 1—2, стр. 75.
Зимкина А. М. (1938), Тез. докл. 3-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 79.
Зимкина А. М. и А. А. Михельсон (1938), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, № 1—2, стр. 139.
Зимкина А. М. и Л. А. Орбели (1932), Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 557.
Зимкина А. М. и Е. А. Столярская (1945), Труды Физиол. инст. им. И. П. Павлова АН СССР, т. 1, стр. 178 и 185.
Кашкай М.-Дж. (1945), Изв. Акад. наук Азерб. ССР, № 10, стр. 79.
Крестовников А. Н. (1928), Русск. физиол. журн., т. 11, стр. 43.
Кунстман К. И. и Л. А. Орбели (1932), Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 549.
Лившиц Н. Н. (1937). Влияние экстирпации мозжечка на условные рефлексы у собаки. Дисс., Л.
Маевский В. Э. (1939), Тез. докл. 6-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 36.
Михельсон А. А. и В. В. Тихальская (1933), Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 466.
Мнухина Р. С. (1951), Физиол. журн. СССР, т. 37, стр. 52.
Орбели Л. А. (1935), Природа, № 7, стр. 29.
Орбели Л. А. (1935), Физиол. журн. СССР, т. 19, в. 1, стр. 255.
Орбели Л. А. (1938). Лекции по физиологии нервной системы. Медгиз, Л.
Панкратов М. А. (1938), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, № 1—2, стр. 269.
Рейдлер М. М. (1944). Роль мозжечка во влиянии болевых раздражений на периодическую деятельность тонкой кишки. Дисс., Л.
Сапрохин М. И. (1937), Физиол. журнал СССР, т. 23, стр. 648.
Сапрохин М. И. (1939), Тез. докл. 6-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 45.
Стрельцов В. В. (1931), Арх. биол. наук, т. 31, № 2—3, стр. 263.
Тетяева М. Б. и Ц. Л. Янковская (1935), Труды XV Междунар. конгр. физиол., стр. 394.
Тетяева М. Б. и Ц. Л. Янковская (1939), Тез. докл. 6-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 454.
Шмелькин Д. Г. (1932), Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 73.
Янковская Ц. Л. (1938), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, № 1—2, стр. 87.
Янковская Ц. Л. (1939), Тез. докл. 6-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 56.
Янковская Ц. Л. и Г. А. Альтерман (1939), Тез. докл. 6-го совещ. по физиол. пробл. Акад. наук СССР, стр. 95.
Luciani L. (1893). Das Kleinhirn. Leipzig.

ТЕОРИЯ АДАПТАЦИОННО-ТРОФИЧЕСКОГО ВЛИЯНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

Учение об адаптационно-трофической роли нервной системы является детищем советской науки. Оно возникло в послереволюционное время в нашей стране и целиком разработано научными работниками Советского Союза, главным образом мною и моими сотрудниками. Корни этого учения уходят в глубь русской науки, и исходными мотивами для его развития явились высказывания корифеев нашей науки.

В этом учении речь идет о том, какого рода влияние оказывает нервная система на различные органы и системы животного организма. Уже в давнее время практическими врачами было высказано предположение, что наряду с нервными влияниями, вызывающими функцию того или другого органа, существуют влияния, которые управляют питанием различных органов и тканей. Такое представление было основано на том факте, что при различного рода поражениях центральной и периферической нервной системы возникают различные расстройства, повреждения тканей, связанные с нарушением питания. От греческого слова «трофе» и создалось название «трофические» влияния нервной системы. а самый нервный орган, который управляет питанием, был обозначен словами «трофические нервы».

Это учение было дискредитировано в конце прошлого столетия после систематических исследований лабораторного порядка, которые столкнулись с целым рядом новых открытий в науке.

Как это часто случается, всякое новое открытие не только обеспечивает известный прогресс в науке, но подчас оказывает задерживающее, угнетающее влияние на другие направления в науке. В частности, открытие микроорганизмов, открытие сосудодвигательных нервов, управляющих течением крови в капиллярных сосудах, учение о чувствительной природе различных периферических нервных стволов — все это привело к тому, что учение о трофической функции нервной системы в значительной степени распалось.

Однако в 80-х годах прошлого столетия было высказано еще одно соображение, именно И. П. Павловым, о том, что некоторые органы, работающие автоматически под влиянием местных условий среды, имеют, однако, регулирующую нервную систему. Ближайший анализ этих регуляторных механизмов заставил думать, что эта регуляция основана на управлении питанием органов и на регуляции тех интимных химических процессов и физических явлений, которые связаны с деятельностью органов.

---

[1] Доложено на Общем собрании Академии наук СССР, посвященном 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, 28 октября—2 ноября 1947 г. Тр. Сессии Акад. наук СССР, М.—Л., 1948, стр. 674. (*Ред.*).

Иван Петрович Павлов впервые отчетливо высказал эту мысль в 1886 г. в отношении нервов, регулирующих деятельность сердца. Параллельно с ним в том же году в Англии аналогичные соображения были высказаны Гаскеллом. Но затем это учение оказалось заброшенным на многие годы.

Успехи изучения роли отдельных участков центральной и периферической нервной системы привели к возникновению так называемого классического учения о нервной системе, которое разделило всю периферическую нервную систему, отчасти и связанные с ней центральные аппараты, на два больших раздела: раздел анимальный, или соматический, управляющий поперечнополосатыми мышцами, обеспечивающий взаимоотношения между организмом и окружающей его внешней средой, реакции организма на внешние воздействия, перемещение организма во внешней среде и воздействие организма на внешнюю среду. Этому анимальному отделу противопоставлялась другая часть нервной системы — вегетативная, или автономная, которая, по представлению классического учения, управляет только растительными функциями и имеет отношение ко всем тканям и органам организма, за исключением поперечнополосатой мускулатуры.

Вот это учение твердо установилось и господствовало до 10-х годов нынешнего столетия, когда появились отдельные сообщения морфологов, указывавших на то, что в поперечнополосатых мышцах наряду с окончаниями всем известных двигательных нервов имеются еще другого порядка, более мелкие, более нежные концевые нервные аппараты. Их пришлось связать с симпатической нервной системой, с одним из отделов вегетативной, автономной нервной системы, которая, по классическому учению, не должна иметь никакого отношения к поперечнополосатым мышцам. У морфологов долго шли споры по вопросу о том, действительно ли эти окончания принадлежат симпатической системе, но в конце концов значительное большинство авторов, в частности наш маститый казанский гистолог А. Н. Миславский, твердо стало на ту позицию, что, действительно, в поперечнополосатых мышцах наряду с двигательными нервными приборами, принадлежащими соматической нервной системе, имеются окончания и разветвления симпатической нервной системы.

В этот же период, в начале 20-х годов нынешнего столетия, мною на основе соображений чисто эволюционного порядка, с одной стороны, а с другой — на основе тех высказываний И. П. Павлова, которые я только что приводил, было выдвинуто новое предположение. Я предположил, что ошибочность классических представлений об указанном делении нервной системы основана на привычке искать со стороны нервной системы определенных влияний на мышцу как на рабочий орган. Говорили о том, что поперечнополосатая мускулатура иннервируется двигательными нервами потому, что отчетливо виден блестящий эффект моторных нервов. При потыке обнаружить роль вегетативной нервной системы искали опять-таки прямых, видимых глазом эффектов в форме выполнения тех или иных функций поперечнополосатыми мышцами.

Мною было высказано резко расходившееся с этими высказываниями зарубежных авторов предположение о том, что нужно подходить к вопросу о симпатической иннервации поперечнополосатых мышц с иной, чем они, точки зрения. Все европейские исследователи пытались найти видимые моторные эффекты и сделали предположение, что быстрые сокращения, одиночно возникающие, которые при частом повторении переходят в тетанус — сплошные сокращения, вызываются соматическими

нервами, тогда как гипотетически допускаемой симпатической иннервации можно приписать другой тип сокращений — медленные тонические, которые обеспечивают поддержание определенного тонуса в мышце и удержание тех или иных поз, составляющих тот или иной фон для различного рода двигательных актов.

Я противопоставил этому другое предположение, заключавшееся в том, что со стороны симпатической, а может быть, и других отделов вегетативной нервной системы нужно искать не непосредственных функциональных эффектов, не непосредственного вызова какой-либо функции, а регулирующего влияния, заключающегося в том, что орган или ткань (в нашем случае — поперечнополосатая мышца) делается более или менее способной воспринимать импульсы, идущие со стороны двигательных нервов.

Мое рассуждение заключалось в следующем. Можно себе представить, что моторная иннервация является существенно важной надстройкой, образовавшейся в эволюционном процессе у поперечнополосатых локомоторных мышц как высшее проявление нервного контроля над организмом. Мы знаем, что другого рода мышцы, сердечная и гладкая мускулатура, работают автоматически, под влиянием местных условий среды, а со стороны нервной системы получают только импульсы, которые так или иначе количественно видоизменяют ход автоматической работы.

Нетрудно было сделать допущение, что такое регулирующее влияние, обеспечивающее большую или меньшую способность выполнения функции, может иметь место и в поперечнополосатой мышце и составлять какой-то параллельный механизм, регулирующий функциональные эффекты, вызываемые моторными нервами. Следовательно, уменьшается разница между поперечнополосатыми, наиболее высоко организованными мышцами и более примитивными формами мышечной ткани (как сердечная мышца и различные представители гладкой мускулатуры), работающими под влиянием местных раздражителей, под влиянием химических и физических воздействий среды, а со стороны нервной системы получающими только регулирующее влияние, изменяющее количественно течение процесса.

Таким образом, вся картина иннервационных отношений приобретала несколько иной оттенок, чем это обычно было принято думать. Эта регулирующая иннервация должна быть универсальной. Она должна быть общей для всех образований организма, по крайней мере мышечных образований, в то время как двигательная или пусковая нервная система является частным случаем, проявлением наиболее высокого развития, наиболее высокой организации мышечного прибора.

Вот эта исходная гипотеза заставила меня с целым рядом сотрудников предпринять исследования, которые были направлены на то, чтобы выяснить, не влияет ли симпатическая нервная система, не вызывающая никаких моторных, никаких двигательных эффектов мышцы, на те эффекты, которые создаются импульсами, проходящими по моторным нервам. И действительно, в ряде исследований нам удалось показать, что такого рода влияние со стороны симпатической нервной системы имеет место.

Первый факт, который был установлен моим сотрудником А. Г. Гинецинским, заключался в том, что мышца, доведенная до крайней степени утомления, под влиянием импульсов, приходящих со стороны двигательных нервов, приобретает вновь способность усиленно сокращаться, если производится раздражение симпатического нерва. Само по себе раздражение симпатического нерва никаких видимых эффектов не вызы-

вает, но, присоединенное к раздражению двигательного нерва, ведет к тому, что картина утомления как бы снимается. Утомленная мышца вновь приобретает способность сокращения.

Вслед за этим был обнаружен ряд фактов, касающихся возбудимости нервно-мышечного прибора. Оказалось, что пороги возбудимости, т. е. те минимальные силы раздражения, которые требуются для того, чтобы вызвать двигательный эффект мышцы со стороны моторного нерва, изменяются под влиянием раздражения симпатического нерва, в большинстве случаев в положительную сторону, в сторону снижения порога, т. е. повышения возбудимости. Но в большом проценте случаев они изменяются и в обратном направлении.

Таким образом, сразу выступили факты, которые свидетельствовали о том, что со стороны симпатических нервов к мышцам поступают определенные влияния, которые, не выражаясь внешней работой мышц, однако, так перестраивают внутреннее состояние мышечного прибора, что он реагирует иначе на импульсы, приходящие от моторных нервов, чем реагировал до того. Дальнейшие исследования позволили установить тот факт, что направление влияния, т. е. положительное или отрицательное влияние симпатических волокон, определяется силой раздражения симпатических нервов, — но это сравнительно в малой степени; в гораздо большей степени оно определяется тем исходным состоянием, в котором раздражение симпатического нерва застает мышечную ткань. Именно, можно различными воздействиями поставить мышцу в такие условия, что ее возбудимость оказывается низкой, и тогда симпатическая иннервация повышает эту возбудимость. И наоборот, если создать такие условия, при которых возбудимость окажется высокой, симпатическая иннервация эту возбудимость снижает.

Наши суждения о возбудимости мышечного прибора основаны на фактах, установленных двумя приемами: с одной стороны, определением порогов возбудимости, т. е. тех минимальных раздражений, которые достаточны, чтобы вызвать двигательный эффект; с другой стороны, определением тех временных отношений, которые характеризуют мышечный прибор, так называемым определением хронаксии, т. е. того минимального времени раздражения, которое требуется для того, чтобы вызвать эффект. В обоих этих случаях результаты получились одни и те же.

Наши исследования были проведены сначала на холоднокровных животных, именно на лягушках, на препаратах, полностью лишенных кровоснабжения, на изолированных мышцах, связанных с остальным организмом только посредством пучка симпатических нервов. И нам удалось установить, что подобного рода влияние симпатическая нервная система оказывает как при искусственном электрическом раздражении нервных волокон, так и при химическом раздражении узлов, от которых отходят симпатические волокна, и, наконец, при различного рода воздействиях на центральную нервную систему, если только последняя связана пучком симпатических волокон с изолированной мышцей.

Такого рода исследования пришлось провести для того, чтобы исключить возможность подозрения, что этот эффект является искусственным, артефактом, представляет собой результат технической ошибки. Надо сказать, что со стороны академика И. С. Бериташвили и его сотрудников шли систематические возражения, сводившиеся к тому, что наши результаты являются следствием технической ошибки. Но после многих лет проверки наших исследований школа Бериташвили пришла к заключению, что с фактической стороны наши работы правильны и точны. Им удалось полностью и точно воспроизвести все наши эффекты.

После того как нам удалось показать это в отношении поперечнополосатой мышцы лягушки, мы перешли к изучению того же явления у теплокровных, где, конечно, картина сложнее, потому что нельзя исключить кровообращение, а в условиях кровообращения всегда происходят столкновения непосредственных воздействий на поперечнополосатую мышцу и тех влияний, которые осуществляются за счет регуляции кровяного тока. Но точная проверка соотношений между изменением кровообращения и изменением функциональных свойств нервно-мышечного прибора дала нам основание для того, чтобы считать эти эффекты не зависимыми от кровообращения. Именно, во многих случаях наступало полное расхождение сосудистых эффектов и эффектов функциональных. В последнее время в Англии проведен ряд исследований с проверкой этого положения и также путем точного учета размеров кровообращения удалось установить полную независимость сосудистых эффектов от тех эффектов, которые мы описываем (Барн и Бюлбринк).

Положения, которые нам удалось установить сначала, свидетельствуют о том, что со стороны симпатической нервной системы имеются какие-то регулирующие влияния на функциональные свойства поперечнополосатой мышцы. Эти регулирующие влияния касаются тех видов деятельности, которые вызываются моторными нервами. Следовательно, подтвердилось наше предположение о том, что симпатическая иннервация носит в данном случае такой же характер, какой она имеет в отношении сердечной и гладкой мускулатуры, и что, действительно, именно моторная иннервация представляет собой некоторую добавку, какая имеется у поперечнополосатых мышц и какой нет у всех остальных мышечных образований.

Однако в этой части работы, так же как в старых работах И. П. Павлова и Гаскелла, были указания на изменения только функциональных свойств, функциональных способностей. Переход к трофическому влиянию представлял собой пропасть, еще совершенно открытую. Нам удалось на поперечнополосатых мышцах установить такие явления, которые трудно было бы получить на других представителях мышечной ткани. Нам удалось показать, что, действительно, эти изменения функциональных свойств имеют в основе своей изменения как физических свойств мышечной ткани, так и течения химических процессов. Исследованиями моих сотрудников (в особенности я должен упомянуть А. В. Лебединского) было показано, что под влиянием симпатических нервов, симпатических волокон, поперечнополосатая мышца изменяет свои электрические свойства, именно электропроводность. Как емкостное, так и омическое сопротивление меняется после раздражения симпатических нервов. Этот факт был впоследствии проверен и в отношении сердечной мышцы — явления оказались те же.

Далее А. В. Лебединским и Н. И. Михельсон было показано, что при раздражении симпатических нервов изменяются упруго-вязкие свойства мышц. Затем работами Е. М. Крепса и его сотрудников было выяснено, что раздражение симпатического нерва ведет к изменению забуференности мышечной ткани: путем точного анализа кривых им удалось показать, что это касается именно фосфатного буфера. Специальные исследования, уже чисто химического характера, привели к заключению, что под влиянием раздражения симпатического нерва фосфорный обмен мышцы претерпевает ряд существенных изменений.

Таким образом, создалось учение о том, что в поперечнополосатых мышцах симпатическая иннервация вызывает двоякого рода эффекты, о которых мы можем судить по двоякого рода явлениям. Если мы судим

по способности реагировать на импульсы, исходящие из моторных нервов, имеем изменения функциональных свойств, оцениваем функциональные свойства, то этого рода влияние я предложил назвать адаптационным влиянием, потому что речь идет о том, чтобы адаптировать мышцу, приспособить ее к выполнению тех или иных функциональных требований.

О трофическом же влиянии мы можем говорить только на основании тех данных, которые свидетельствуют о том, что происходит изменение скоростей химических реакций или изменение хода химических процессов, если имеем основание говорить об изменении физических свойств, физического состояния мышечной ткани. Только в последние годы нам удалось найти прямые доказательства тому, что такого рода влияния симпатической нервной системы действительно имеют место. Это дало нам основание говорить о том, что симпатическая нервная система оказывает трофическое влияние на мышечную ткань. Следовательно, понятие об адаптационно-трофической иннервации, адаптационно-трофических влияниях есть представление о совокупности тех изменений, которые происходят в мышечной ткани под влиянием симпатической иннервации и которые выражаются, с одной стороны, в определенных физических и химических сдвигах, с другой — в изменениях функциональных свойств, функциональных способностей органа.

Исходя из установленного рядом гистологов факта наличия тонких добавочных волокон в органах чувств, которые проявляют очень большую адаптационную способность, т. е. способность изменять свои функциональные свойства под влиянием тех или иных условий, я сделал предположение, что эти тонкие добавочные волокна, иннервирующие органы чувств, представляют собой тоже отростки симпатической или вообще вегетативной нервной системы и что им, вероятно, принадлежит известная роль в осуществлении тех актов, которые мы и называем актами адаптации органов чувств. Исследования, произведенные в этом направлении, позволили нам действительно установить тот факт, что в целом ряде органов чувств мы можем получить под влиянием раздражения симпатических нервов большие функциональные сдвиги, такие изменения порогов чувствительности, которые резко выходят за пределы обычно наблюдаемых величин.

На основании этого нами было высказано утверждение, что адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы осуществляется и в отношении органов чувств. Специально проведенное морфологическое исследование позволило нам действительно показать, что по крайней мере в отношении кожных рецепторов лягушки и рецепторов языка теплокровных животных акцессорная тонкая иннервация представляет собой разветвления симпатической нервной системы.

Дальнейший ход исследований привел нас к установлению огромного ряда фактов, которые свидетельствуют о том, что подобного же рода изменения функциональных свойств осуществляются и в центральной нервной системе, начиная со спинного мозга и кончая высшими отделами головного мозга — большими полушариями. Для осуществления этих исследований, для выявления этих фактов нам пришлось использовать все многообразие методик, которыми располагает современная физиология. Были использованы и обычные методы изучения рефлекторной деятельности, и метод измерения скорости рефлекторных реакций, и методы изучения условных рефлексов, изучения теплового обмена и газообмена. Все эти факты, все эти данные, сопоставленные вместе, все без исключения свидетельствует о том, что со стороны симпатической нерв-

ной системы мы имеем регулирующее влияние не только на поперечнополосатые мышцы и не только на различные органы чувств, но и на всю центральную нервную систему.

Дальнейшие факты заставили нас установить, что исходным очагом всех этих влияний является тот отдел центральной нервной системы, который, по исследованиям других авторов, является исходным очагом всей вегетативной нервной системы. Речь идет о гипоталамической области мозга. Но дальнейший анализ привел нас к заключению, что эта гипоталамическая область в отношении своих адаптационно-трофических влияний, с одной стороны, сама находится под контролем симпатической системы, а с другой — состоит в определенных функциональных отношениях с тем центральным образованием, которое до сих пор рассматривалось исключительно как регулятор двигательных актов. Речь идет именно о мозжечке, который оказывает аналогичное влияние на поперечнополосатые мышцы. Поэтому мы считаем себя вправе утверждать, что существует какой-то параллелизм влияния мозжечка и влияния симпатической нервной системы.

Существенно важным моментом является здесь то, что учение о трофической иннервации в нашем представлении перешло от оценки и изучения клинических фактов поражения тех или иных органов к изучению нормального организма в чисто физиологических условиях и привело к утверждению, что вегетативная нервная система как адаптационно-трофический аппарат функционирует постоянно и является одним из важнейших физиологических механизмов. Адаптационно-трофическое значение симпатической нервной системы заключается в нормальной физиологической регулировке функций, причем эта регулировка главным образом направлена на стабилизацию функциональных свойств. Органы, лишенные симпатической иннервации и мозжечковой иннервации, отличаются чрезвычайной неустойчивостью своих функциональных свойств; под влиянием малейших изменений условий, в которых находится организм, органы эти претерпевают чрезвычайно резкие отклонения, чрезвычайно большие колебания своих функциональных свойств, тогда как в нормальных условиях все это введено в очень узкие рамки и функциональные свойства не могут подвергаться слишком большим колебаниям под влиянием различного рода внешних толчков. Это, конечно, не исключает того, что и другие отделы нервной системы оказывают какие-то трофические влияния на периферические органы. И в настоящее время нам удалось установить, что, например, так называемая заднекорешковая система, осуществляющая чувствительные функции, оказывает тоже существенные трофические влияния, и последние в некоторых случаях могут быть более резкими. Все те патологические расстройства, которые наступают при поражениях центральной и периферической нервной системы, мы сейчас почти целиком относим к заднекорешковой, а не к симпатической нервной системе.

Между тем некоторые авторы возражают нам и указывают на то, что исключение симпатической нервной системы не сопровождается существенными трофическими расстройствами. Да, существенными трофическими расстройствами в смысле патологических явлений они не сопровождаются, но неустойчивость порогов и функциональных свойств — чрезвычайно характерные явления. Наши исследования и представления об адаптационно-трофической роли нервной системы заставили нас на основе целого ряда дальнейших исследований высказать предположение, что адаптационно-трофический род иннервации представляет собой, во-первых, универсальный род иннервации; во-вторых, представляя опреде-

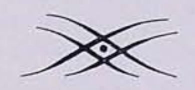
ленную переходную ступень в эволюционном процессе влияния нерва на иннервируемый орган, он претерпевает известного рода изменения. Это тоже не какая-то застывшая функция, а функция, находящаяся в развитии. Между различными формами иннервационных влияний, оказываемых нервной системой на периферические органы, имеются определенные переходные формы, и различные отделы нервной системы, характеризуемые нами как пусковая, адаптационная и трофическая иннервация, представляют собой различные ступени развития нервного аппарата.

Все эти большие исследования, составляющие в настоящее время уже десятки опубликованных работ, выполненные десятками сотрудников, конечно, могли осуществиться только в нашей стране. Нигде в мире нет условий, которые давали бы исследователю возможность использовать для своих исследований коллектив, насчитывающий около сотни человек, каждый из которых работает, пользуясь своим опытом, своим умением, своими навыками. Нигде в мире нет условий, где бы такого рода коллектив был обеспечен такой материальной базой и возможностью на протяжении ряда лет вести систематические исследования по общему плану. Только благодаря тому, что мы имели возможность охватить эту область во всей ее широте и полноте и использовать все известные в настоящее время методы физиологических исследований с помощью огромного коллектива работников, стало возможно осуществить такую большую задачу. Вместе с тем идейная сущность работы была подготовлена для нас нашими предшественниками, в особенности И. П. Павловым, который еще в 1884 г. пророчески указал те пути, по которым должно пойти исследование.

Эволюционный принцип, положенный в основу этих исследований, опять-таки является особенностью нашей советской науки, и я не могу не закончить свой доклад выражением глубочайшей благодарности нашему правительству и коммунистической партии, которые создали для нашей работы те исключительные условия, которыми не располагает ни один ученый мира.



ЛЕКЦИИ



Светлой памяти
дорогих безвременно погибших
учеников и сотрудников—
КЛАРЫ ИВАНОВНЫ КУНСТМАН,
ГЕОРГИЯ ИВАНОВИЧА СТЕПАНОВА,
ДМИТРИЯ СТЕПАНОВИЧА ФУРСИКОВА
посвящает свой труд

Автор

ЛЕКЦИИ ПО ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

В настоящей книге объединены стенограммы двух серий лекций по физиологии нервной системы, читанных в 1932 г. для группы сотрудников. Первые восемь лекций посвящены вопросам физиологии центральной нервной системы, остальные шесть — вопросам вегетативной нервной системы. Внутренней связи между двумя циклами нет. Различен был состав слушателей, различны задачи лекций. Этим объясняется некоторое различие в полноте и характере изложения. Автор решается опубликовать эти обе серии только ввиду настойчиво выраженного желания слушателей. Сам автор лучше, чем кто-либо другой, сознает все недочеты наскоро прочитанных и непереработанных лекций. Но вместе с тем автор не мог устоять перед соблазном ознакомить читателей с теми руководящими линиями, которые он обычно проводит при преподавании своего предмета. Особенностью данных лекций является то, что они были читаны группе сотрудников, знакомых с фактическим, конкретным материалом, который в силу этого почти целиком выпал из курса.

Само собой понятно, что эти лекции никоим образом не могут служить учебником. Однако они могут быть использованы как пособие для студентов и начинающих научных работников.

Май 1933 г. *Л. Орбели.*

---

[1] Здесь публикуются 15 лекций, составляющие книгу Л. А. Орбели «Лекции по физиологии нервной системы», впервые опубликованную в 1933 г., выдержавшую 2 переиздания и в 1941 г. удостоенную Государственной премии СССР 1-й степени. Лекции публикуются по тексту 3-го издания (1938). (*Ред.*).

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Первое издание «Лекций» разошлось раньше, чем можно было ожидать. Явилась необходимость спешно выпустить их вторым изданием.

Теплый прием, который был оказан «Лекциям», требовал от автора особенно тщательной переработки и пополнения материала. К сожалению, переиздание «Лекций» совпало с трудным для автора моментом подготовки XV Международного физиологического конгресса, организации новых лабораторий в Москве, реконструкции всей работы лабораторий, выполнения ряда ответственных служебных поручений и вместе с тем публикации большой научной продукции лабораторий. Все это помешало автору переработать книгу в той мере, как он считал это нужным. Пришлось ограничиться минимумом, но все же кое-что сделано: исправлены некоторые досадные опечатки, неточности первого издания, дополнен местами материал за счет новых данных, особенно в учении об афферентных системах, об эффектах ноцицептивных раздражений, о вегетативных функциях мозжечка и т. д.; добавлена XV лекция; приложен список литературы (отдельно для работ из лабораторий автора и для всех остальных); вдвое увеличено число рисунков.

Автор считает для себя приятным долгом принести благодарность Е. А. Орбели за постоянную незаменимую помощь в работе, д-рам А. В. Тонких, Г. В. Гершуни и А. А. Волохову за труд по составлению списка литературы и по просмотру корректур, всем товарищам, отметившим погрешности в первом издании, и Ленинградскому отделению Биомедгиза, сделавшему все от него зависящее, чтобы обеспечить срочный выход второго издания с наилучшими качественными показателями.

Апрель 1935 г. *Л. Орбели.*

ПРЕДИСЛОВИЕ К ТРЕТЬЕМУ ИЗДАНИЮ

За два года, истекших после выхода второго издания «Лекций», накопилось много существенно важного и нового материала. Попытка ввести в третье издание весь этот материал оказалась затруднительной, так как нарушалась стройность изложения, а местами возникала необходимость переработки старого текста.

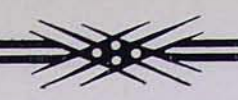
Между тем требовалось как можно скорее дать третье издание ввиду большого интереса, проявленного к «Лекциям» врачебными кругами. Автор оказался вынужденным ограничиться на этот раз небольшими дополнениями и исправлениями, оставив коренную переработку до следующего издания.

Июль 1937 г. *Л. Орбели.*



Л. А. Орбели с сотрудниками в 1-м Ленинградском медицинском институте. 1928 г.

Слева направо: в первом ряду — А. А. Ющенко, Н. А. Рожанский, В. В. Савич, Л. А. Орбели, А. В. Тонких, А. Г. Гинецинский; во втором ряду — А. Т. Худорожева, А. А. Волохов, Г. В. Гершуни, С. И. Гальперин, Э. А. Асратян, Л. Г. Лейбсон, Ю. А. Клаас, Н. В. Раева.



ЛЕКЦИЯ ПЕРВАЯ

ОБЩИЕ ОСНОВЫ КООРДИНАЦИИ

1. Два механизма координации и интеграции частей организма — нервный и химический. — *2.* Роль координационно-интегративных механизмов в регуляции взаимоотношений в целом с окружающей средой. — *3.* Морфологический базис координационно-интегративной роли нервной системы. — *4.* Эволюционный метод изучения функций нервной системы. — *5.* Отголоски филогенетически древних форм в строении и функциях высокоразвитой нервной системы. — *6.* Диффузная, узловая, цепочечная системы. — *7.* Сегментарное распределение афферентных и эфферентных волокон. — *8.* Отсутствие видимой сегментарности в рефлекторных актах высших позвоночных. — *9.* Интегрирование сегментарных рефлекторных аппаратов. Переход от сегментарной координации к новым ее формам через возврат к диффузному функционированию спинного мозга. — *10.* Одновременное участие возбуждения и торможения как основа координации. — *11.* Количественные взаимоотношения между афферентными и эфферентными волокнами. — *12.* Конвергенция рефлекторных дуг и принцип общего пути. — *13.* Борьба рефлексогенных зон за общий конечный путь и роль тормозного процесса. — *14.* Основные принципы устройства рефлекторных дуг. Периферические афферентные нейроны; их происхождение. Вставочные нейроны. — 15. Диффузная нервная система Леонтовича. — *16.* Два рода влияний центральной нервной системы на периферические органы и два рода центральных образований; их эволюция. — *17.* Полярность проведения в рефлекторных дугах и ее объяснение. — *18.* Выработанный характер полярности. — *19.* Так называемая динамическая поляризация нейронов. — *20.* Клапанная роль синапсов.

1. Вы знаете, что при изучении жизни животного или человеческого организма нам приходится наблюдать проявления, с одной стороны, определенных взаимоотношений между организмом и окружающей его средой, с другой стороны — определенных взаимоотношений внутри самого организма. Сам организм представляет собой чрезвычайно сложный комплекс частей, органов, находящихся в определенной функциональной связи, не просто механически соединенных, а взаимодействующих между собой и образующих в конечном счете единое целое. Следовательно, всякое изменение в любой части организма неизбежно должно отразиться на деятельности всех остальных частей. В результате определенного процесса развития, в результате определенных явлений приспособления в конце концов создаются те взаимоотношения, которые мы констатируем в каждый данный момент.

Вы знаете, что взаимоотношения внутри организма осуществляются двумя путями: с одной стороны, все части организма взаимодействуют друг с другом химически, передавая определенные продукты обмена, определенные продукты жизнедеятельности через внутреннюю среду организма — кровь и лимфу — другим частям тела, устанавливая таким образом внутреннюю химическую связь и внутреннюю химическую координацию организма; с другой стороны, те же части оказываются взаимно связанными друг с другом посредством нервных элементов, и мы рассматриваем нервную систему как аппарат, специализировавшийся на

установлении взаимных связей отдельных частей организма, определенного внутреннего физиологического взаимодействия.

Ясно поэтому, что даже если бы мы оценивали организм, взятый вне окружающей его среды, то уже тут нам пришлось бы иметь дело с разграничением этих двух форм взаимодействия и выяснением, какие взаимоотношения, какие случаи взаимного влияния органов осуществлены за счет химического способа связи и какие — за счет передачи импульсов по нервной системе.

Как оказывается в настоящее время, такое строгое разграничение является лишь делом нашего познавательного процесса, потому что только тогда, когда мы начинаем анализировать явления, когда мы хотим оценить роль какого-нибудь из этих механизмов, мы его выключаем, совершенно изолируем от другого механизма и занимаемся изучением отдельных явлений, которые под понятие того или иного способа взаимодействия подходят. В действительности же никогда дело не обходится без того, чтобы в процесс нервных явлений не вклинивалась в той или иной форме химическая координация, и никогда не происходит так, чтобы химическая координация оказывалась совершенно свободной от вмешательства нервной системы и сама по себе не выступала в определенной цепной связи с координацией нервной.

2. Следовательно, когда перед нами встанет вопрос о том, чтобы окончательно оценить те приемы, которые Шеррингтон назвал интегративными приемами, приемами, функционально объединяющими отдельные системы организма в единое целое, мы должны будем в первую очередь поставить вопрос об относительной роли и о взаимоотношениях этой химической и нервной координаций. Как вы увидите дальше, нам с этим обстоятельством придется считаться и при оценке взаимоотношений организма, как определенной целостной единицы, с окружающей его средой. Тут дело на первый взгляд кажется проще. Определенная, установившаяся сотнями лет привычка оценивать явления диктует нам, что взаимоотношения между организмом и окружающей средой по преимуществу устанавливаются за счет нервной системы, что нервная система есть та система, которая устанавливает связь между нашим организмом и действующими на него извне раздражителями. В действительности при этом, конечно, упускают из виду то обстоятельство, что наша жизнь, в значительной степени определяется химическими взаимоотношениями с окружающей средой, потому что мы потребляем определенные материалы извне, их перерабатываем и отдаем наши продукты отброса обратно во внешнюю среду. Обыкновенно принято говорить, что это касается нашей растительной жизни, растительных процессов, это касается обмена веществ (об этом никто не спорит), но что высшие формы взаимодействия, наша способность определенным образом реагировать на раздражения, падающие из внешней среды, и производить за счет нашей деятельности определенные изменения во внешней среде, в конце концов управлять природой, — эти процессы осуществляются исключительно за счет нервной системы. В настоящее время такая точка зрения считается нами односторонней. Она очень важна и очень нужна для того, чтобы полностью исследовать роль нервной системы, для того, чтобы возможно больше сосредоточить наше внимание на роли этого нервного прибора и оценить каждую мелочь в его конструкции и в его деятельности, но все-таки это не есть полное, истинное отражение тех фактов, которые в действительности имеют место. Мы теперь знаем, что и в наших сознательных представлениях об окружающем внешнем мире и в нашей способности управлять окружающей внешней средой существенное место

принадлежит тем чисто химическим процессам, которые разыгрываются внутри нашего организма и создают агенты, влияющие на нервную систему и через посредство нервной системы обусловливающие или по крайней мере модифицирующие отдельные акты нашего поведения, наши отдельные действия, отражающиеся на внешней среде. Следовательно, и в том случае, когда мы взаимодействуем как единый организм с окружающей средой и определенным образом на эту среду влияем, и в этом случае внутренние химические процессы нашего организма, колебания химических равновесий в нем оказываются не на последнем месте.

Держа в памяти это важное обстоятельство, мы в ближайшее время перейдем с вами к рассмотрению функций нервной системы, займемся изучением этого нервного механизма координации функций. В отличие от обычного метода трактовки предмета мы постараемся везде, где это возможно, где для этого есть достаточно данных, выяснить, в каких случаях нервная система обходится как самодовлеющий, как самостоятельный аппарат, занятый исключительно передачей определенных импульсов, определенных влияний с одного участка тела на другой под влиянием стимулов, идущих из внешней среды или возникших внутри организма, и в каких случаях и в какой мере деятельность нервной системы управляется теми химическими агентами, которые возникают внутри организма и оказывают известное определяющее влияние на деятельность нашего организма.

3. Мы начнем, конечно, с более простой задачи, именно с рассмотрения нервной системы как самостоятельной системы, осуществляющей в организме связь и регулирование. Вы знаете, что эта роль нервной системы может осуществляться и осуществляется благодаря тому, что нервная система находится в совершенно определенных анатомических взаимоотношениях с другими системами внутри нашего тела.

Прежде всего мы усматриваем в нервной системе две группы проводящих волокон, а именно: волокна, несущие импульсы к центральной нервной системе со стороны специально устроенных рецепторных приборов на периферии нашего тела, и волокна, по которым импульсы бегут от центральной нервной системы к тому или иному рабочему органу и таким образом обусловливают более или менее сложные, более или менее значительные рабочие акты, отражающиеся в большей или меньшей степени на внешней среде. Мы, следовательно, различаем две системы волокон — афферентные и эфферентные. Связаны они друг с другом при посредстве сложной центральной части нервной системы, которая устанавливает определенные взаимоотношения между центростремительными импульсами и результирующей ответной реакцией организма.

4. Для того чтобы ясно представить себе сложность явлений, которые мы констатируем в высокоразвитом организме, как в организме млекопитающего животного и в особенности в организме человека, для того чтобы правильно оценить их, нужно держать в памяти, что та нервная система, с которой мы в настоящее время имеем дело, у высокоорганизованных животных и, в частности, у человека, представляет собою нечто, явившееся результатом многотысячелетнего развития. В настоящей конструкции нервной системы и в нынешнем функционировании ее мы усматриваем одновременно присутствие элементов, которые относятся к совершенно различным эпохам существования жизни организмов. Разобраться в этих явлениях мы можем только благодаря тому, что наряду с нашим видом и наряду со многими близкими нам видами животных организмов мы в настоящее время находим целый ряд животных форм, которые представляют собою либо остатки животных прежних эпох, либо

организмы, в процессе эволюции пошедшие по несколько иному пути развития, чем наш вид, и сохранившие или выявившие те функциональные формы, которые у нас оказываются затушеванными, скрытыми, малодоступными для нашего непосредственного наблюдения.

Путем тщательного и разностороннего изучения сравнительной физиологии нервной системы мы находим средства для того, чтобы в определенной деятельности нашей нервной системы отыскать следы старых, филогенетически древних форм деятельности и вскрыть те сложности, которые обусловлены этим наслаиванием явлений, относящихся к различным эпохам.

Второй прием, который позволяет нам разобраться в сложной картине нервной деятельности, заключается в том, что мы путем частичного разрушения нервной системы имеем возможность устранять определенные, в большинстве случаев новые, филогенетически молодые формы деятельности, и в результате этого находим не только выпадение определенных функций, но сплошь и рядом выявляем такие функциональные отношения, которые мы прежде не видели. Это является результатом того, что с удалением молодого участка нервной системы доминирующее значение приобретают участки более древние: они обнаруживают ту деятельность, которая в норме оказывается подавленной, недоступной для нашей оценки.

В этом же направлении значительную помощь нам, физиологам, оказывает клиника, специально психиатрическая и нервная клиника, которая обнаруживает в результате так называемого естественного эксперимента, в результате заболевания и выпадения функции отдельных частей нервной системы, возникновение опять-таки особых форм нервной деятельности, которые можно рассматривать как выявление филогенетически древних форм, как выявление остатков ранних эпох, когда нервная система являлась сравнительно более просто устроенной или когда в ней отсутствовали определенные отделы ныне изучаемой нами нервной системы.

Путем сопоставления этих трех групп фактов — фактов сравнительной физиологии, фактов экспериментальной физиологии и фактов клиники — нам удается в конце концов во многих случаях (далеко еще не во всех) разобраться и выяснить, что та сложность отношений, которую мы сейчас констатируем, есть результат взаимодействия и переслаивания различных эпох развития нашего организма и различных форм функционирования нервной системы.

Этот взгляд находит себе подтверждение и в данных эмбриофизиологии. Если до недавнего времени неврология ограничивалась лишь морфологическим изучением эмбриональных мозгов (например, миелогенетический метод Флексига), то в последние годы возникло стремление делать наблюдения над недоношенными живыми плодами, экспериментировать на недоношенных плодах различных животных и прослеживать таким путем онтогенетическое развитие функций нервной системы. Первые попытки в этом направлении свидетельствуют о том, что эмбриофизиологии предстоит стать ключом к самым запутанным вопросам физиологии нервной системы.

5. Если мы теперь вернемся к вопросу об афферентных и эфферентных путях, то мы тут сразу столкнемся с необходимостью считаться с той сложной историей развития, которую проделал наш организм в филогенезе и которую, вероятно, проделывает в своем индивидуальном развитии в период эмбрионального и постэмбрионального роста. Как представляются афферентная и эфферентная системы в самых простейших случаях? Оказывается, что простейшие формы животных организмов не имеют еще дифференцированной нервной системы, вообще у них нет еще

чего-либо такого, что мы могли бы аналогизировать с нашей нервной системой в морфологическом смысле слова, а функционально мы видим у них те проявления, которые характерны для нашей нервной системы. Мы видим у них способность отвечать на внешние раздражения определенным эффектом. Следовательно, имеется способность воспринимать раздражение, падающее из внешней среды, определенным образом это раздражение перерабатывать и в конце концов давать определенные рабочие акты. Эта способность присуща и одноклеточным организмам, где никаких признаков нервных элементов не имеется. Но уже на довольно низких ступенях развития, например у низших червей, мы наталкиваемся на существование в организме особых дифференцированных нервных элементов, которые сосредоточивают в себе преимущественно функцию восприятия и передачи раздражений и управления двигательными функциями. Среди клеток, образующих покровы тела, мы находим такие специальные элементы (в большинстве случаев обладающие ворсинками или волосками), которые приходится на основании структуры и экспериментальных наблюдений рассматривать как чувствительные элементы. Но эти элементы оказываются еще мало дифференцированными. Мы находим клеточные образования, у которых одна половина клеточного тела представляет собою рецепторный прибор, а другая — сократительный мышечный прибор. Таким образом, передача влияния извне на двигательный аппарат осуществляется за счет прибора, который одновременно является и рецептором, и эффектором. На дальнейшем этапе развития мы видим уже разделение функций и разграничение воспринимающих клеток от двигательных. Но дальше дело не идет. Мы имеем одну клетку на периферии, которая воспринимает раздражение и своей внутренней поверхностью непосредственно соприкасается с обособленной сократительной клеткой, приходящей в деятельное состояние при раздражении клетки чувствительной. Наконец, в дальнейшем мы находим постепенное дифференцирование самостоятельных элементов, которые осуществляют исключительно функцию передачи импульсов. Чувствительная периферическая клетка и сократительная рабочая клетка оказываются связанными с определенными вставочными элементами, которые принимают уже характер нервной системы в том смысле слова, как мы это теперь понимаем. Они дают те морфологические особенности, которые характерны для нервных элементов, и вместе с тем обнаруживают в высокой степени развитую способность передачи импульсов на расстояние по отросткам.

6. Что представляет собою та нервная система, которую мы обнаруживаем на ранних ступенях развития? Мы обнаруживаем так называемую диффузную нервную систему, систему нервных элементов, которые раскиданы в организме среди прочих элементов тела и своими отростками очень свободно, очень широко связываются друг с другом, устанавливая таким образом обобщенную нервную связь с чувствительными клетками на поверхности тела и с рабочими элементами во внутренних частях тела. Как оказывается, морфологически не удается заметить резких границ между этими отдельными нервными элементами. Эти нервные элементы до такой степени тесно спаиваются своими отростками друг с другом, что приходится говорить о нервной системе, которая пронизывает все тело животного и обеспечивает совершенно неограниченную связь между отдельными элементами, отдельными участками тела. Функциональное изучение нервной системы такого порядка показывает нам, что говорить здесь о какой-нибудь дифференцированной деятельности, о какой-нибудь дифференцированной работе отдельных органов

или отдельных частей двигательного аппарата не приходится, а в ответ на каждое раздражение, падающее из внешней среды на какой бы то ни было пункт тела, мы получаем сплошную диффузную реакцию, охватывающую собою одновременно весь двигательный аппарат, всю мускулатуру тела. Такого порядка нервную деятельность мы обнаруживаем на уровне кишечнополостных. У них сохранилась диффузная нервная система, которая ведет к одновременному сокращению всей мускулатуры при любом раздражении, без какой-либо дифференцировки, без какого бы то ни было специального разграничения.

Как вы знаете, наша нервная система характеризуется как раз другими отношениями. Она характеризуется тем, что в ответ на любое падающее на наш организм раздражение мы отвечаем каким-либо специализированным эффектом. С другой стороны, сотни раздражений могут падать на наш организм без того, чтобы сопровождаться какой-либо ответной реакцией, и не потому, что для восприятия этих раздражений у нас нет специальных рецепторов, нет соответствующего воспринимающего аппарата. Мы знаем в настоящее время, что целый ряд заведомо эффективных раздражений, действительно вызывающих определенный процесс в некоторых частях нашего тела, не вызывает, однако, ответной реакции. Некоторые раздражения являются действительными в том смысле, что вызывают специализированную реакцию, и в ответ на каждое раздражение мы отвечаем какой-либо определенной реакцией, в которой принимает участие ограниченная часть нашего двигательного аппарата. Это обстоятельство чрезвычайно важно, оно характеризует действительно более сложное устройство нашей нервной системы и действительно более высокую ее организацию.

По какому же способу, каким путем могло образоваться такое дифференцирование двигательных функций нашего организма? Тут сравнительная физиология опять-таки показывает определенные этапы развития, которые должны были лежать и лежат в основе дифференцирования деятельности нервной системы.

Вы знаете, что как следующий этап за этой диффузной нервной системой в сравнительной физиологии мы находим так называемую узловую нервную систему. Но эта узловая нервная система в свою очередь подвергается довольно значительной дифференциации. Первичная узловая нервная система представляет собою более или менее значительное скопление нервных элементов, которые из диффузной нервной системы сконцентрировались как бы в определенных участках тела и образовали более или менее значительные узлы. В первоначальной форме эта узловая нервная система остается, несмотря на морфологическое концентрирование, физиологически диффузной, так как еще определяет собою осуществление определенных влияний более или менее разлитого характера, иногда влияний на весь двигательный прибор животного организма, иногда избирательно на всю систему внутренних органов, на всю систему периферической мускулатуры. Дальнейшая эволюция узловой нервной системы направлена не столько в сторону специализирования отдельных форм ограниченных двигательных актов, сколько в сторону обособления узлов высшего порядка, подчиняющих своему влиянию периферические узлы. Наивысшего своего развития узловая нервная система достигает у головоногих моллюсков, где за счет мощных головных ганглиев осуществляются очень сложные формы поведения.

Наряду с этим мы наблюдаем в дальнейшем процессе известное расщепление. Именно, мы встречаем систему нервных узлов, принявшую характер цепочечной нервной системы. Она представляет уже кардиналь-

ные отличия от прежних форм нервной системы. Эта цепочечная система отличается тем, что каждый сегмент тела оказывается снабженным своим нервным прибором и, следовательно, каждый сегмент тела вместе со своим нервным узлом представляет собою довольно сложно устроенный рефлекторный прибор, который может функционировать самостоятельно, совершенно независимо от остальных сегментов тела. Цепочечная нервная система представляет собою систему сегментарно расположенных узлов.

Сегментарное распределение нервных волокон представляет собою уже одну из форм высокой организации нервной системы. Наивысшего развития она достигает у членистоногих. Здесь мы видим два рода явлений, которые существенным образом переплетаются друг с другом и оказываются чрезвычайно важными для определения общей формы поведения животного. Мы, с одной стороны, усматриваем определенную сегментарность и сегментарную роль тех нервных узлов, которые расположены в отдельных сегментах членистоногих животных, а с другой стороны — устанавливаем существование продольных путей, которые связывают все эти узлы друг с другом, обусловливают их взаимное воздействие и интегрируют их в единую нервную систему. В результате определенного приспособления и определенного процесса развития этого сегментарного аппарата мы обнаруживаем возникновение более крупных, более значительных узлов — подглоточного и надглоточного, которые в значительной мере теряют свое сегментарное значение (хотя они его до известной степени тоже имеют) и по преимуществу берут на себя роль аппарата, доминирующего над всеми остальными узлами. Весь сегментарный нервный прибор оказывается подчиненным надглоточному ганглию.

Формирование нервной системы позвоночных пошло по особому пути. Вместо разбросанных ганглиев мы видим развитие сплошной, компактной центральной нервной массы с отходящими от нее на периферию нервными стволами. Оральный конец первоначально равнозначной в своих частях нервной трубки в результате сложного развития приобрел исключительно важное, доминирующее положение в организме. В истории развития позвоночного животного мы видим известный этап, когда начинается сегментарное дробление первоначально единого организма, но это сегментирование представляет собою лишь намек на ту форму развития, которая явилась основной для членистоногих. Дробление носит временный характер и уступает обратному интегрированию. Но этот этап развития навсегда оставляет свой след на развитии и функционировании нервной системы.

Отголоски этих трех ступеней развития нервной системы мы находим даже в нервной системе человека. Все, о чем мне пришлось до сих пор говорить, находит себе отражение в нашей нервной системе и если ускользает от нашего внимания, то только потому, что в результате развития все это оказалось очень сложно друг с другом связанным, очень строго друг с другом координированным.

7. Если вернуться теперь к тому вопросу, о котором я говорил выше, — о существовании у нас специальных дифференцированных афферентных и эфферентных путей, — то мы обнаруживаем, что те и другие на всем протяжении нашего тела проявляют прежде всего определенную сегментарность распределения. Как указано выше, в процессе развития наш организм проходит стадию определенного метамерного дробления, и даже в стадии окончательного оформления организма все еще остаются следы метамерности развития. Мы в целом ряде органов, в целом ряде систем обнаруживаем следы разделения нашего организма

на отдельные метамеры, на отдельные пояса, которые оказываются между собою теснейшим образом связанными. Это разграничение поясов можно видеть на каждом шагу. Эта метамерность особенно резко выступает при изучении нервной системы. Вы знаете, что спинномозговая ось связана с периферическими органами при посредстве большого ряда спинномозговых нервов, которые строго сегментарно выходят из спинного мозга через межпозвоночные отверстия и определенным образом распространяются на периферии. Если мы обратимся к вопросу о том, как эти сегментарно-выходящие нервы иннервируют периферию нашего тела, то мы тут констатируем строго сегментарное распределение. Обнаруживается, что и афферентные и эфферентные пути, поскольку это касается покровов и скелетной мускулатуры нашего тела, имеют правильное однообразное сегментарное распределение. Дело складывается так, что каждый спинномозговой нерв как в чувствительной своей части, так и в двигательной оказывается связанным с тремя метамерами тела. Именно он иннервирует и тот основной метамер тела, который соответствует его спинномозговому сегменту, и, кроме того, охватывает своими разветвлениями два соседних метамера — один более оральный, другой более аборальный. Тут можно себе ясно представить, что при этих условиях должны получиться и обратные отношения: каждый метамер нашего тела должен получать и получает иннервацию от трех сегментов спинного мозга через три спинномозговых нерва. Раз каждый спинномозговой сегмент иннервирует три соседних метамера — один основной и два прилегающих, то каждый метамер тела находится под влиянием трех сегментов спинного мозга. Дальше сегментарность не идет. В этом отношении мы имеем точные данные, представленные Шеррингтоном, который в течение многих лет систематически занимался изучением распределения периферических волокон на периферии тела. Путем выключения ряда соседних нервных корешков он показал, что для полного устранения рефлексов с одного метамера необходимо перерезать три корешка, и, наоборот, путем перерезки всех корешков, за исключением одного, установил зону распространения его, которая оказалась охватывающей три метамера. При оценке иннервационных отношений в конечностях приходится считаться с тем обстоятельством, что метамеры в конечностях оказываются как бы смещенными. Прилагаемая схема Шеррингтона (рис. 1) дает возможность легко ориентироваться в сегментарном построении конечностей и в соответственном распространении сенсорных и моторных нервов.

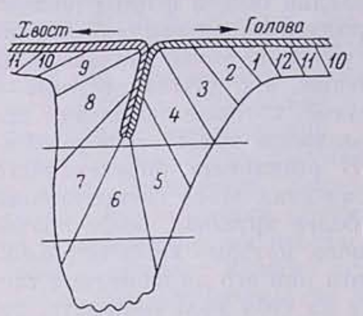


Рис. 1. Сдвиг метамеров при формировании конечностей. (По Шеррингтону. Из Шефера).

8. Что же показывают функциональные взаимоотношения афферентных и эфферентных нервов? Несмотря на то что и морфологически, и физиологически мы обнаруживаем в нервных корешках строгую сегментарность, в рефлекторных актах эта сегментарность оказывается очень значительно нарушенной. Мы никогда не находим в нормальных условиях таких явлений, которые можно было бы толковать как сегментарные рефлексы. Сегментарные рефлексы можно наблюдать только в условиях искусственной изоляции сегментов или искусственного повышения возбудимости отдельного сегмента. В нормальной же жизни нашего организма мы сегментарного рефлекса не получаем, а в ответ на раздражение

того или иного пункта тела мы получаем очень координированную, очень совершенную реакцию, но не связанную обязательно с тем метамером тела, на который нанесено раздражение. Сплошь и рядом мы видим такую картину, что те метамеры тела, которые подвергались внешнему раздражению, в реакции не участвуют вовсе, а взамен их участвуют метамеры, которые отдалены от раздражаемого целым рядом других метамеров.

Следовательно, в случае высокоорганизованной нервной системы мы имеем дело с чрезвычайным развитием тех нервных путей, которые связывают отдельные сегменты спинного мозга, а следовательно, и отдельные метамеры тела друг с другом, которые приводят их в определенные взаимоотношения и должны рассматриваться как первооснова интегрирования организма, объединения отдельных сегментов и отдельных метамеров в единый, целый организм. Вы знаете, что морфологически мы находим целые системы проводящих волокон, из которых одни устанавливают связь между отдельными сегментами спинного мозга, а другие из каждого сегмента тела несут импульс к высшим отделам нервной системы, приобретающим характер уже не сегментарных приборов, а приборов, управляющих всем телом в целом. От таламической области и выше уже не обнаруживается сегментарных слоев, а выступают аппараты, устанавливающие сложное, объединенное действие всего организма и собирающие в себя импульсы со всех частей тела, со всех метамеров.

9. Итак, при анализе нервных реакций, которые мы наблюдаем в животном организме и в организме человека в частности, мы должны все время иметь в виду, что мы представляем собою организм, который в истории своего развития подвергся, с одной стороны, сегментарному делению, оставившему в нем отголосок сегментарной деятельности, с другой стороны, вторичному объединению сегментов, объединению, подавляющему сегментарные факторы за счет каких-то новых форм взаимоотношений. Получается такая картина, что от диффузной нервной системы через узловую нервную систему организмы пришли к сегментарноцепочечной нервной системе и таким образом создали определенную форму дифференцированной нервной деятельности, не охватывающей всего двигательного аппарата в целом, а ограниченной определенными участками, именно определенными метамерами. После этого эволюция как будто пошла обратно к диффузной нервной системе, т. е. получилась такая универсализация нервных связей, что организм должен всегда действовать как единое целое, т. е. на каждое раздражение отвечать обобщенной реакцией.

В действительности это так и есть, но дело на этом не остановилось: мы знаем, что высокоразвитые формы ответных реакций на то или иное внешнее раздражение всегда осуществляются как в высшей степени координированные акты, как акты, еще более тонко координированные, чем это присуще сегментарным формам. Следовательно, мы имеем дело с процессами обратными, с координационными отношениями, где сегментарная координация стушевывается, уступая место каким-то новым формам координации, в которых согласованно участвуют различные, отдаленные друг от друга части. При раздражении происходит совершенно определенная согласованная деятельность, вовлекающая мускулатуру далеко расположенных частей, но в то же время отличающаяся подчас чрезвычайной ограниченностью. Мы всегда наблюдаем правильную мышечную деятельность, чрезвычайно точно рассчитанную, обеспечивающую наилучшим образом благополучие организма и вместе с тем наиболее экономную. Опыт показывает, и впоследствии я приведу этому дока-

зательства, что на известных этапах развития нашей нервной системы и на определенных функциональных ступенях мы улавливаем отголоски этого превращения одной координационной системы в другую за счет перехода через более ранние формы развития.

Действительно, дело обстоит так, что, прежде чем сегментарная координация сменится координацией более высокой, которую мы обнаруживаем у высших организмов, организму приходится вернуться к диффузной нервной системе. Та высокоорганизованная центральная система, которую мы находим у высших представителей животного царства, представляет собою диффузную нервную систему в своей основе, но она не разбросана морфологически и обнаруживает черты и других систем. Она сконцентрирована, как узловая система некоторых высших форм, в центральный прибор, а вместе с тем представляет собою диффузную массу нервной ткани, в которой все отделы функционально и морфологически чрезвычайно тесно связаны между собою, так что ни одна группа нервных элементов не обходится без того, чтобы на ней не отразилось определенным образом влияние всех остальных частей, входящих в состав нервной системы. В тех случаях, где мы говорим о строго дифференцированной, строго ограниченной нервной деятельности, дело идет об установлении внутри центральной нервной системы в процессе развития тех форм взаимоотношений и тех функциональных особенностей, которые она заново развила на фоне деятельности диффузной. Это ведет к тому, что этой диффузной деятельности мы не видим, а получаем картину строго ограниченной координированной деятельности.

10. Дело объясняется тем, что с самых ранних форм развития нервной системы, наряду с процессом возбуждения нервной системы и с процессом проведения возбуждения по нервным элементам, мы констатируем возникновение новых функциональных проявлений, противоположных, именно процессов торможения. Как оказывается, по мере усложнения функций нервной системы эти тормозные процессы приобретают решающую роль, и всякая координация, как сегментарная, так и общая универсальная координация нашего организма, в основе своей имеет обязательное участие тормозных процессов. Следовательно, смена старых координационных форм происходит так, что от дифференцированных форм одного порядка мы переходим к универсализации деятельности, а на фоне этой универсализации создаем определенные новые тормозные явления, которые ведут к тому, что в большинстве отделов деятельность оказывается заторможенной и лишь немногим нервным элементам представляется возможность выявить внешне свою функцию и осуществить определенные, вновь выработанные формы физиологической деятельности.

11. При рассмотрении вопроса об афферентных и эфферентных путях и о том, как эти афферентные и эфферентные пути друг с другом в центральной нервной системы взаимодействуют, как они связаны там и каким образом осуществляется рефлекторная передача влияний на периферию, нужно принять во внимание еще и количественные взаимоотношения между афферентными и эфферентными путями. На эту сторону дела впервые обратил внимание Шеррингтон. До него эта сторона оставалась невыясненной. Шеррингтон произвел фактический подсчет всех афферентных и эфферентных волокон. С очень большой степенью приближения это можно сделать в силу того, что нам известны определенные нервные стволы, которые по преимуществу являются афферентными, и стволы, которые являются по преимуществу эфферентными. Возьмите всю систему спинномозговых нервов. Мы теперь очень хорошо

знаем, что между толстыми мякотными волокнами, которые входят в состав спинномозговых нервов, существует разделение функций: по задним корешкам идут афферентные, а по передним — эфферентные волокна. Если мы оставим в стороне тонкие, недавно открытые в задних корешках мякотные волокна, которые некоторыми авторами относятся к вегетативной нервной системе, то остальные соматические толстые волокна так распределены по корешкам, что можно на поперечном сечении произвести подсчет афферентных и эфферентных волокон и составить представление об их количественных соотношениях.

Возьмите также некоторые черепные нервы (I, II, VIII), где вы имеете дело почти исключительно с афферентными волокнами. Вы их можете тоже подсчитать. В тройничном нерве мы имеем определенное разграничение афферентных и эфферентных волокон; афферентные волокна здесь, как и в спинномозговых нервах, являются отростками клеток, сидящих в гассеровом узле, и их можно отдифференцировать в стволе от двигательных волокон и произвести подсчет. То же относится к n. facialis, n. vagus и к n. glossopharyngeus.

Наибольшую трудность представляют в этом отношении нервы, управляющие глазной и язычной мускулатурой. Это — nn. oculomotorius, abducens, trochlearis и hypoglossus, которые содержат одновременно и двигательные, и чувствительные (проприоцептивные) волокна. В них нет изолированных узлов: клетки этих проприоцептивных волокон диффузно раскиданы внутри нервного ствола, и определить их число очень трудно. Но эти нервы в общей массе волокон составляют такую небольшую долю, что ею можно пренебречь.

Производя таким образом грубый суммарный подсчет афферентных и эфферентных волокон, Шеррингтон пришел к заключению, что афферентные волокна в значительной мере преобладают количественно над эфферентными, что организм обеспечен гораздо большим количеством приводящих путей, которые приносят к центральной нервной системе импульсы с периферии, чем путей, по которым идут конечные импульсы к эффекторным органам для выполнения той или иной деятельности. Это, конечно, представляет для организма, с одной стороны, большие преимущества, большие выгоды, а с другой — предъявляет к центральной нервной системе специальные требования. Мы должны, следовательно, как и Шеррингтон, представить себе всю систему нервных волокон, которые от рецепторов несут импульсы к рабочим органам, как воронку, которая начинается очень большим количеством рецепторов на периферии и от которой импульсы должны стекаться в какое-то все более и более суживающееся русло и вливаться в сравнительно узкое русло эффекторных путей. Это было бы не так сложно для функционирования центральной нервной системы, если бы превалирующее количество афферентных волокон должно было строго определенным образом использовать периферические эфферентные пути. В действительности дело оказывается гораздо более сложным. Сложность заключается в том, что каждый афферентный путь в конце концов связан с каждым эфферентным и каждый эфферентный путь связан с каждым афферентным путем, т. е. в нашем организме нет ни единой точки тела, которая не могла бы передать своего влияния любой мышце, любому мышечному волокну, и нет ни одного мышечного волокна, которое было бы свободно от влияния каких бы то ни было точек чувствующей поверхности нашего организма.

12. Следовательно, мы здесь наталкиваемся на чрезвычайно конвергирующие пути, на чрезвычайно резко суживающиеся воронки, связывающие миллионы отдельных чувствующих точек через посредство все более и

более сливающихся друг с другом путей и в конце концов приводящие к целому ряду единых конечных путей.

Это построение должно где-то осуществляться и должно вести к тому, чтобы в определенных условиях раздражения, в зависимости от того, какой афферентный путь принесет раздражение, возбуждение было правильно подведено к конечному пути. В этом отношении чрезвычайно важное обстоятельство было в свое время подчеркнуто Шеррингтоном, и с этим обстоятельством надо, конечно, считаться, для того чтобы правильно представлять себе координационные отношения. Это так называемый принцип общего пути. Этот принцип общего пути заключается в том, что отдельные афферентные дорожки, отдельные афферентные пути, представленные периферическими афферентными нейронами, приводят в центральную нервную систему и внутри центральной нервной системы вливаются в русло какого-нибудь вставочного нейрона. Эти вставочные нейроны в большом количестве вливаются опять в единый вставочный нейрон второго порядка и т. д., пока наконец дело дойдет до так называемого конечного общего пути представленного эфферентным волокном, идущим к той или иной мышце.

Само собою понятно, что мы должны иметь дело в нашей нервной системе с невероятно большим количеством таких воронок и притом противоположно поставленных, потому что, с одной стороны, каждое эфферентное волокно должно принимать на себя импульсы со всех афферентных волокон, а с другой стороны, каждое афферентное волокно должно иметь возможность послать свои импульсы во все эффекторные аппараты. Однако нельзя представить себе дело так, что действительно морфологически мы имеем обособленные вставочные нейроны, которые служили бы для организации таких воронок. В действительности мы имеем дело с большой массой расположенных диффузно в спинном мозгу вставочных нейронов, которые, принимая на себя отростки от афферентных путей, сами вступают в связь с эфферентными путями, но которые могут переключаться с одной рефлекторной дуги на другую в силу каких-то функциональных особенностей.

13. Следовательно, мы можем представить себе дело так, что при той ограниченности размеров нервной системы, которую мы в действительности констатируем, эти воронки переключаются от мгновения к мгновению путем включения связи то с одной, то с другой, то с третьей системами волокон.

В настоящее время на основании всего фактического материала, которым мы располагаем, принято считать, что это направление возбуждения из одного или из другого афферентного русла в конечный нервный путь через ряд вставочных нейронов осуществляется в силу того, что в определенных путях процесс возбуждения задерживается процессом торможения и дается возможность для согласованного использования этих общих путей. Конечный общий путь, будучи занят рефлексом для одной воспринимающей поверхности или одной рефлексогенной зоны, является закрытым для других рефлексогенных зон. Эта определенная борьба рефлексогенных зон за проведение по конечному общему пути представляет собою одну из важных сторон координационного процесса. В настоящее время мы вместе с Шеррингтоном, которому мы особенно обязаны изучением координационного процесса, должны считать, что это использование общего пути становится возможным благодаря вмешательству тормозного процесса. Этот общий путь защищен от других конкурирующих рефлекторных воздействий.

14. Второе важное обстоятельство связано опять-таки с тем, о чем

я говорил выше. Я обращал ваше внимание на то, что в процессе эволюции мы находим на наиболее ранних этапах клеточные образования, которые одной половиной своей являются рецепторами, а другой — эффекторами. Затем часть поверхностных клеток принимает на себя по преимуществу функцию раздражимости и передает свое влияние подлежащим сократительным клеткам, а уже из этой формы возникают дальнейшие, где имеются разграниченные связи при посредстве нервных элементов, осуществляющих передачу с рецептора на эффектор.

Находим ли мы отголоски этого в высокоорганизованных формах? В чем выражаются эти отголоски? Они выражаются в том, что вся афферентная система нашего организма на всем ее протяжении представлена в форме периферических нервных клеток, вынесенных из центральной нервной системы, стоящих более или менее далеко на периферии в связи со специально устроенными чувствительными клетками. Возьмем ли мы обонятельный прибор, вкусовой прибор, зрительный прибор или, наконец, все аппараты чувствительности кожной и мускульной, везде мы находим одну и ту же картину, везде мы находим наличие специальных биполярных клеток, которые могут объединяться в более или менее крупные узлы, расположенные на периферии, вне центральной нервной системы, и которые своими отростками осуществляют связь между рецепторными элементами и центральными аппаратами (рис. 2). На периферии мы находим чувствительные клетки, которые сохранили в значительной степени тот облик и те взаимоотношения с окружающей средой и с нервной системой, которые характерны для низших представителей животного царства. Как пример можно привести вкусовые клетки наших вкусовых рецепторов. В каждой вкусовой луковице сидят веретенообразные клетки, которые расчленяются на два типа: группу опорных клеток и группу клеток чувствительных. Эти чувствительные клетки представляют собою веретенообразные клетки, которые свободными отростками вдаются в полость вкусовой луковицы и таким образом стоят под непосредственным влиянием окружающей среды, так как в полость вкусовой луковицы имеют возможность через входной порус, путем диффузии, проникать те материалы, которые растворены в ротовой слюне. Эти химические агенты непосредственно действуют на свободно торчащий отросток вкусовой воспринимающей клетки. Каждая вкусовая клетка находится в интимной связи с нервным волокном, которое внедряется в толщу и пронизывает тело эпителиальной клетки.

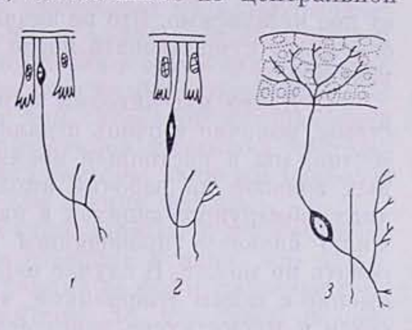


Рис. 2. Периферические сенсорные нейроны у Lumbricus (*1*), Nereis (*2*) и Vertebrata (*3*). (По Рециусу. Из Шефера).

15. Теперь вопрос о наличии древних форм нервной связи, о которых я говорил вам. Мы и тут находим эти отголоски в различной форме. С одной стороны, вся центральная нервная система высших позвоночных, которая является венцом развития для данного этапа эволюции, является наиболее сложной, наиболее совершенной формой и, как мы видели, носит характер диффузной нервной системы, уточненной в своей деятельности благодаря вмешательству особой функции, а именно процессу торможения. Но наряду с этой высокоорганизованной нервной системой мы усматриваем внутри нашего организма особые нервные образования, которые

представляют собою просто рудимент самых старых нервных образований — истинно диффузной нервной системы. В последние годы академик Леонтович представил данные в пользу того, что наряду с теми нервными волокнами, которые берут начало в центральной нервной системе или возникают из периферических узлов, помимо соматической, симпатической и парасимпатической систем, существует еще система нервных волокон, которые пронизывают весь организм и не перерождаются после удаления всех известных нам нервных узлов. Леонтович изображает дело так, как если бы внутри организма сохранились еще в достаточной мере специальные нервные элементы, которые объединяют все части организма и никакой непосредственной связи с остальной нервной системой как будто не имеют, т. е. не имеют нервной связи в том смысле, что они существуют от нее независимо. Это не значит, что они функционируют независимо, но они могут существовать после того, как все остальные нервные элементы удалены.[1]

16. Далее мы находим определенные отголоски узловой нервной системы, конечно в очень отдаленной форме, вот в каком явлении. Как известно, мы в настоящее время усматриваем двоякое влияние эфферентных волокон на рабочий аппарат: с одной стороны, мы говорим о влияниях, обнаруживающихся в наших двигательных нервах, где нервное волокно является проводящим импульс, без которого орган функционировать не может. В случае нашей скелетной мускулатуры мы имеем дело именно с таким отношением, что из центральной нервной системы приносятся к мускулатуре двигательные импульсы и приводят ее в состояние деятельности. Нет этого импульса — нет деятельности мускулатуры. Но наряду с этим мы знаем другие формы центробежных волокон и другие формы влияний, которые не ведут к возникновению функции органа, а ее регулируют: функция совершается автоматически под влиянием местных условий, но орган находится под контролем нервной системы в смысле изменения функциональных свойств, в смысле как бы определенной настройки на тот или иной уровень деятельности; иначе говоря, органы получают влияние, которое мы теперь характеризуем термином «адаптационное влияние». Такое адаптационное влияние мы обнаруживаем со стороны нервной системы в отношении большей части наших внутренних органов. Вся гладкая и сердечная мускулатура и, по всей вероятности, некоторые железистые аппараты находятся именно под таким адаптационным влиянием нервной системы. По данным сравнительной физиологии оказывается, что эта форма влияния нервной системы является характерной, типичной именно для того уровня развития организмов, где мы находим узловую нервную систему. У моллюсков (Aplysia, Helix) мы имеем преимущественно эту форму воздействия нервной системы на периферические мышечные органы, осуществляющие локомоцию и внешние защитные реакции: не приведение их в действие, а изменение функционального состояния, изменение реактивности, в силу которого ткань реагирует на местные механические и физические раздражители иначе, чем она реагировала бы при действии одних только этих местных факторов (Jordan).

Значит, процесс подчинения периферии центральным влияниям протекает через ряд определенных этапов. Сначала мы имеем непосредственную реакцию органов на раздражение, падающее из внешней среды; затем мы имеем дифференцирование функций восприятия раздражителей и осуществления реакций; затем мы имеем влияние специальных нервных при-

[1] Надо отметить, что некоторые весьма авторитетные гистологи (например, Лаврентьев) с точкой зрения Леонтовича не согласны и ставят под сомнение вопрос о нервной природе описанных Леонтовичем образований.

боров, выражающееся в создании определенной установки, определенной настройки, подготовки состояния функциональной готовности к ответу на местное раздражение; наконец, переходим к высшей форме нервного управления — устранению роли непосредственных раздражителей и исключительному подчинению центральным влияниям. Эти основные предпосылки нам нужно все время держать в памяти, для того чтобы в дальнейшем, при оценке тех или иных проявлений деятельности центральной нервной системы и при оценке тех или иных нарушений ее функций, правильно в них ориентироваться и иметь определенную руководящую нить. Если не иметь в виду всех этих явлений, многие нарушения функций центральной нервной системы представятся совершенно непонятными, тогда как с точки зрения этих предпосылок все они укладываются в определенную единую систему, становятся не только понятными нам, но и совершенно естественными. Мы не можем себе представить, чтобы явления протекали иначе, чем они протекают в действительности.

Я надеюсь, что в дальнейшем изложении, при разборе отдельных конкретных случаев, я сумею убедить вас в том, что этот исторический взгляд на развитие нервных явлений, эволюционная трактовка деятельности центральной и периферической нервной системы является наиболее правильным, наиболее выгодным приемом для оценки фактов.

17. Переходя к изложению более конкретных данных, я должен обратить внимание на следующее явление. Мы говорили с вами, что прототипом нервной системы, одной из наиболее ранних ее форм, является диффузная нервная система, для которой характерно то, что любое раздражение, падающее на тот или иной участок воспринимающей рецепторной поверхности, сопровождается универсализованной, обобщенной нервной деятельностью. Нервная система представляет собою систему диффузную, и, откуда бы ни пришел импульс, он должен равномерно передаваться всем эффекторным частям организма.

При этих условиях становится ясно, что эта диффузная нервная система представлена элементами, которые с равным успехом пропускают возбуждение в обоих направлениях. Между тем при переходе к высокоорганизованным формам мы наталкиваемся на другие отношения, наталкиваемся уже на определенную полярную проводимость. В рефлекторной дуге возбуждение проводится в определенном направлении. Мы говорим о передаче возбуждения от рецептора, через центральную нервную систему, к эффекторам. Чем это обусловлено? Можно себе представить дело так, что волокна высокоорганизованной нервной системы приобрели новую функциональную особенность: они из двусторонне-проводящих сделались односторонне-проводящими. Но, как известно, все данные, полученные при изучении этого вопроса, свидетельствуют о двусторонней проводимости всех нервных волокон. Все нервные волокна в самой высокоорганизованной форме на всем протяжении являются двусторонне-проводящими. Следовательно, это одностороннее проведение в рефлекторном аппарате должно быть обусловлено чем-то другим. Во многих случаях дело удается объяснить тем, что одностороннее проведение в рефлекторной дуге обусловлено подчиненностью рецепторов действию внешних раздражителей, специфическими условиями существования рецепторов, которые воспринимают адекватные раздражения и превращают их в нервный процесс. Таким образом в определенных нервных волокнах создается повод для передачи только в одном направлении — от периферии к центру или от центра к периферии. Ведь несомненный факт, что так называемые афферентные волокна на периферии связаны со специфически устроенными рецепторами и только от них получают раздражение, а эфферент-

ные волокна на периферии связаны с рабочими органами, на которые они воздействуют и к которым приносят импульсы. Особое устройство эффекторных органов может исключать возможность восприятия раздражения с периферии. Действительно, для проведения импульсов от эффекторных органов к центральной нервной системе, для подачи сигнала в центральную нервную систему о том, что́ происходит на периферии, в рабочих органах, например в мышцах, мы обнаруживаем специальную систему проприоцептивных аппаратов. Само же устройство концевых приборов эфферентных волокон рабочих органов оказывается настолько отличным от концевых аппаратов в рецепторах, что обеспечивает это полярное проведение.

Но этим дело не исчерпывается. Вы знаете, что мы можем вызвать раздражение любого нервного пути на протяжении. Мы можем при помощи так называемых общих раздражителей воздействовать на нервные стволы и перевести их из состояния покоя в состояние возбуждения, вызвать продвижение возбуждения по нервному волокну, не прибегая к натуральным рецепторам. Так вот, если мы будем раздражать центральный отрезок перерезанного переднего корешка при соблюдении определенных правил, то не получим никакого эффекта. Следовательно, из этого приходится заключить, что внутри центральной нервной системы высокоорганизованных животных существуют какие-то ориентирующие средства, которые допускают переход возбуждения с центростремительного пути на центробежный путь и исключают возможность передачи возбуждения с центробежного пути на центростремительный и на другие центробежные пути.

Здесь мы сталкиваемся опять с каким-то странным противоречием. Я выше убеждал вас в том, что наша высокоорганизованная центральная нервная система представляет собою по существу диффузную систему, хотя и сконцентрированную в одно место, но проводящую возбуждение по всем направлениям. А тут я начинаю утверждать, что существует определенная полярность в проведении возбуждения и что внутри центральной нервной системы созданы условия для того, чтобы возбуждение с центростремительного пути могло переходить на центробежные, но не наоборот.

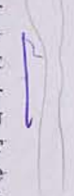
18. Это противоречие может быть понятно только, если представить себе нашу нервную систему не как нечто законченное и раз навсегда данное, а как определенную стадию развития нервной системы, как результат многовековой истории, если и самую полярность проведения рассматривать не как нечто предуготовленное и неизбежное, а как одну из форм фиксировавшихся координационных отношений.

Если мы обратимся к особенностям функционирования коры больших полушарий, то мы тут находим ключ для понимания этих явлений. Мы знаем, что при выработке так называемых условных рефлексов обнаруживается совершенно неограниченная возможность распространения импульсов по коре головного мозга во всех без исключения направлениях. Естественно думать, что вся та масса волокон и нервных элементов, которые входят в состав коры больших полушарий, представляет собою единую диффузную массу нервных элементов, по которым возбуждение совершенно неограниченно может распространяться во всех направлениях. Но на протяжении нескольких дней или нескольких недель мы имеем возможность установить такие функциональные отношения, что возбуждение по коре мозга идет только по строго ограниченному пути, тогда как все остальные пути оказываются исключенными. Мы имеем возможность внутри центральной нервной системы наблюдать переход от диффузного про-

цесса к строго ограниченному, строго направленному, к строго ориентированному. Ведь когда мы переходим к деятельности низших отделов центральной нервной системы, мы тут находим то же самое явление. Мы обнаруживаем при изучении некоторых актов центральной нервной системы явления, которые соответствуют диффузному проведению возбуждения, но через некоторое время они могут влиться в строго ограниченные рамки, идти по строго ограниченному пути. На основании определенных фактов, которые получены частью в нашей, а частью в других лабораториях, я позволил себе как-то высказать утверждение, что координированная деятельность спинного мозга представляет собою результат таких же процессов, которые мы обнаруживаем при дифференцировании актов в коре головного мозга в процессе образования условных рефлексов, что на протяжении многовековой истории развития низших отделов центральной нервной системы шел процесс установления определенных взаимоотношений по тому же пути и в том же порядке, как он на наших глазах разыгрывается в коре головного мозга. Следовательно, это есть результат определенных взаимоотношений, выработавшихся в процессе эволюции. Тогда для нас открывается возможность и дальнейшего толкования.







Мы знаем, что вся наша нервная система диффузна в функциональном отношении, а морфологически является построенной путем синаптических связей. Мы знаем, что вся нервная система построена из нервных клеток, вступающих при помощи отростков в теснейшую связь друг с другом. Но все-таки некоторые явления заставляют нас признать, что каждая нервная клетка (каждый нейрон, как ее принято обозначать) представляет собою самостоятельную единицу, которая регулируется по крайней мере в отношении питания клеточным телом и составляет строго ограниченный участок проводящего пути. Дальше этого участка мы имеем дело уже с другими нейронами, стоящими в трофическом отношении независимо друг от друга. Следовательно, мы имеем дело с нервными элементами, которые друг с другом функционально и морфологически тесно связаны, которые морфологически друг с другом спаяны, соприкасаются, воздействуют друг на друга и обусловливают таким образом определенные функциональные взаимоотношения, но вместе с тем сохраняют известную независимость. Это — та синаптическая связь, которая осуществляется посредством отростков между одним нервным элементом и другим. Так вот, надо думать, что первоначальные внутрицентральные нервные связи являются так же двусторонне-проводящими, как и нервные волокна. Это мы имеем в коре головного мозга, которая представляет собою аппарат индивидуального приспособления, аппарат молодой, свободный от фиксированных отношений. В низших отделах центральной нервной системы, которые представляют собою аппарат филогенетически значительно более древний, аппарат, сыгравший определенную роль в процессе филогенетической эволюции и закрепивший в себе определенные функции, мы наталкиваемся на новую картину: двусторонне-проводящие синапсы стали односторонне-проводящими. Для этого мы имеем определенные, бесспорные доказательства.





Если мы представим себе типичную рефлекторную дугу в форме трехнейронного прибора, то мы можем убедиться в том, что именно внутрицентральный связующий участок стал в течение эволюционного развития односторонне-проводящим. В этом отношении самыми бесспорными являются те данные, которые были получены английскими исследователями Готчем и Хорсли при изучении токов действия нервных путей. Этот прием впервые был предложен и осуществлен Сеченовым, наблюдавшим токи действия центральной нервной системы и использовавшим наблюдение

токов действия для того, чтобы следить за распространением возбуждения внутри центральной нервной массы.

Этот прием был использован Готчем и Хорсли с применением более совершенной техники и привел к установлению важных фактов, которые интересны для нас с той точки зрения, о которой мы сейчас говорим. Если вы наблюдаете при помощи гальванометра за токами действия передних (двигательных) корешков, то вы можете убедиться в том, что токи действия обнаруживаются при раздражении заднего корешка. Если вы производите раздражение заднего корешка дистально от межпозвоночного ганглия, вы обнаруживаете ток действия и в двигательном корешке, и в том отрезке спинального заднего корешка, который расположен проксимально от узла, и, наоборот, если вы будете раздражать этот проксимальный участок заднего корешка, то вы констатируете токи действия и в двигательном корешке, и в дистальной части заднего корешка. Следовательно, клеточное тело само по себе не является ориентирующим органом.

Дальше обнаружено следующее. Как вы знаете, некоторые афферентные нейроны дают коллатерали, которые по задним столбам тянутся вверх по всему спинному мозгу и добираются до продолговатого мозга. Вы имеете возможность наблюдать за токами действия этих задних столбов спинного мозга, являющихся проводниками проприоцептивной и тактильной чувствительностей. Оказывается опять-таки, что при раздражении на периферии заднего корешка вы получаете токи действия в задних столбах спинного мозга. Вы можете проследить токи действия до продолговатого мозга, а затем и в вышележащих отделах центральной нервной системы до коры большого мозга. Если же вы раздражаете передний корешок (моторный), вы ни в задних столбах, ни в задних корешках тока действия не получите. Наконец, если вы перережете задние столбы под продолговатым мозгом, изолируете их на некотором протяжении книзу, положите на электроды и будете их раздражать, то вы получите токи действия и в передних и в задних корешках.

Это и понятно, потому что волокна задних столбов являются непосредственным продолжением коллатералей тех ветвей, которые отходят от клеток межпозвоночного узла. В них, следовательно, имеются условия для передачи возбуждения в обоих направлениях. Но раздражение всегда передается на передний корешок и никогда не передается с переднего корешка в обратном направлении.

19. Многие гистологи и физиологи привыкли почему-то, на основании структурных отличий отростков (дендритов и аксонов), высказывать физиологические соображения, физиологически не обоснованные, и утверждать, что полярность проведения в рефлекторной дуге обусловлена «динамической поляризацией нервных клеток», т. е. проведением от дендритов к аксонам. В действительности же нервная клетка проводит раздражение биполярно. Вы можете обнаружить, что независимо от того, где вы раздражаете, возбуждение передается в обоих направлениях и охватывает весь организм нервной клетки со всеми отростками. Чем же объясняется, что когда мы раздражаем задний корешок, то передний всегда отвечает током действия, но если вы раздражаете передний корешок, вы не получаете токов действия в задних корешках? Это заставляет думать, что в межнейронной связи существуют какие-то условия, которые создают односторонность проведения.

20. Следовательно, мы можем теперь утверждать, что в тех старых, многовековым опытом использованных нервных путях, в которых постоянно происходила передача возбуждения в одном направлении (в силу того, что рецепторы получали раздражение на периферии, передавали их

по направлению к мышце, а с мышцы импульсы не шли обратно), создались такие отношения, что разграничительная поверхность двух нервных элементов у места их связи приобрела роль как бы клапана, обеспечивающего передачу возбуждения в одном направлении. Раньше этой односторонности, очевидно, не было, потому что в той же центральной нервной системе мы находим более молодые связи, в которых полярности не существует. В этом направлении необходимы экспериментальные исследования. Тут возникает ряд интересных задач.

Все, что мы знаем до настоящего времени о деятельности центральной нервной системы, показывает нам, что при определенных патологических состояниях мы имеем возможность получить срыв всех механизмов, которые функционально выработались на основе наличных морфологических отношений. Если мы обнаруживаем иногда случаи полной ликвидации нормальных координационных отношений и понимаем это таким образом, что нормальные координационные отношения представляют собою определенные выработанные функциональные приемы, которые при некоторых условиях могут быть сорваны, то это дает нам основание рассчитывать, что когда-нибудь мы, может быть, добьемся того, чтобы по нашему произволу достигать односторонней или двусторонней передачи импульсов в нервной системе, например обеспечить передачу возбуждения с двигательного нерва на чувствительный. В настоящее время этого еще нет.

ЛЕКЦИЯ ВТОРАЯ

АФФЕРЕНТНЫЕ СИСТЕМЫ

1. Контактные и дистантные рецепторы. — *2.* Четыре вида кожной чувствительности и соответствующие им нервные приборы. — *3.* Определение понятий «чувствительность», «раздражительность» и «возбудимость» и их разграничение. — *4.* Афферентные пути для проведения четырех видов чувствительности. Их распределение в периферических нервах, спинальных корешках, в спинном мозгу. — *5.* Клинические данные о диссоциации чувствительности. — *6.* Данные Хэда (Head) о ходе регенерации чувствительных нервов. — *7.* Определение и разграничение понятий «гиперэстезия», «гиперальгезия», «гиперпатия», «гиперрефлексия». — *8.* Учение Хэда о протопатической и эпикритической чувствительностях. — *9.* Вопрос о локализации болевых ощущений. — *10.* Взаимодействие филогенетически древних и молодых образований. — *11.* Критика учения Хэда. — *12.* Влияние симпатической иннервации на реституцию перерезанных афферентных нервов. — *13.* Табетическая диссоциация чувствительности. — *14.* Перерезка задних столбов. — *15.* Различные взгляды на болевую чувствительность. — *16.* Интрацентральные связи между афферентными и эфферентными системами. Сегментарные и обобщенные деятельности. — *17.* Высший уровень центрального представительства различных афферентных систем.

1. В настоящей лекции нам надо несколько подробнее остановиться на анализе центростремительных путей и на выяснении тех особенностей, которыми отдельные афферентные системы отличаются одна от другой. В этом отношении прежде всего нужно, опять-таки по примеру Шеррингтона, разделить все рецепторные аппараты нашей периферии и идущие от них афферентные пути на две большие группы, из которых одна играет более примитивную роль в нашем организме и связана по преимуществу с сегментарным аппаратом, а другая является уже более высоко организованной надстройкой и связана с теми отделами центральной нервной системы, которые сегментарное значение в значительной степени уже утеряли и в равной мере воздействуют на все отделы сегментарного аппарата, — именно подразделить всю рецепторную систему на рецепторы контактные и рецепторы дистантные. Отличие между ними заключается

в том, что контактные рецепторы подставлены под раздражители, которые непосредственно соприкасаются с организмом и действуют путем непосредственного контакта. Сюда относятся прежде всего тактильные раздражения, а также температурные и болевые.

Этим рецепторам можно противопоставить такие рецепторы, как зрительный, слуховой, обонятельный, в случае которых раздражитель находится на более или менее большом расстоянии и приводит рецепторы в деятельное состояние, излучая определенную форму энергии или посылая через воздушную среду мельчайшие невесомые частицы химических агентов. Тут мы говорим о различных формах лучистой энергии, о различных формах волнообразных движений, которые являются раздражителями.

Такое условное деление принято. Но ясно, что разница эта очень относительная, потому что если мы обратимся, например, к термическим агентам, к температурному раздражению, то тут можно один и тот же рецептор трактовать и как контактный, и как дистантный, в зависимости от того, в какой форме тепло будет действовать. Речь может идти о непосредственном тепловом раздражении, о прикосновении нагретого предмета к поверхности кожи или же об излучении тепла из источника, находящегося на большом расстоянии. В первом случае это будет контактное раздражение, в другом — дистантное. Таким образом, это деление, очень удобное на первый взгляд, при ближайшем рассмотрении может представить некоторые затруднения. Но такое деление принято, и о нем сказать следует.

Контактные рецепторы все относятся к низшему сегментарному аппарату нашей центральной нервной системы, к спинному и продолговатому мозгу. Что касается дистантных рецепторов, то их афферентные пути вступают в вышележащие отделы центральной нервной системы, в передний отдел продолговатого мозга, средний и промежуточный мозг.

Рецепторы двух групп, конечно, по самому своему характеру имеют различное биологическое значение, потому что большая разница в смысле установления благополучия организма, в смысле выполнения различных защитных реакций выступает в зависимости от того, идет ли речь о непосредственном соприкосновении внешних агентов с телом животного или раздражитель действует издали, и у животного есть возможность осуществить ту или иную реакцию раньше, чем организм столкнется вплотную с тем или иным предметом из окружающей среды. Дистантные рецепторы обычно расположены на более высоких, более головных отделах животного, а контактные рецепторы раскиданы по всему телу.

2. Если мы в ближайшее время займемся теми рецепторными системами, которые мы обнаруживаем на большей части поверхности тела, на всей кожной поверхности и почти на всех слизистых оболочках нашего тела, то нам придется говорить здесь в конце концов о нескольких очень ограниченных видах чувствительности и нескольких видах самостоятельных афферентных систем, которые во многих отношениях оказываются дифференцированными, обладающими известными особенностями.

На кожной поверхности мы различаем четыре основных вида рецепторов или рецепторных систем по качеству действующих на них раздражителей и по характеру возникающих ощущений. Тут прежде всего я должен обратить внимание на то, что нам до настоящего времени не удается точно связать реакции на определенный внешний раздражитель с морфологической структурой этих кожных рецепторов. С уверенностью сказать, что данный род кожных рецепторов является аппаратом, воспринимающим именно такую-то форму внешней энергии, мы еще не можем.

На этот счет имеются известные предположения (Фрей), но ничего определенного сказать пока нельзя.

Функционально, физиологически мы выделяем всего четыре типа кожных рецепторов, а гистология выделяет большее число, и никакой определенной зависимости между структурой рецепторов и их назначением пока указать нельзя. Нам приходится говорить о двух видах температурных рецепторов, тепловых и холодовых, о рецепторах тактильных, с соответствующим их подразделением, и о рецепторах болевых. Болевые рецепторы занимают, как вы знаете, особенное положение, потому что нет никакого специального вида энергии, который являлся бы специфическим раздражителем для этих болевых рецепторов. Наоборот, дело обстоит как будто так, что все виды раздражения, способные вызвать эффекты в других рецепторных системах, являются адекватными и для болевой чувствительности. Речь идет только о количестве. Нужно, чтобы количественно раздражитель достиг значительной интенсивности, и тогда он может привести в деятельное состояние болевой рецептор и вызвать, с одной стороны, субъективное ощущение боли, а с другой стороны — определенные защитные рефлекторные реакции. Те же формы раздражителей, избирательно действуя на различные другие рецепторы, дают нам ощущение тепла или холода, прикосновения или давления в зависимости от того, для какого рецептора они окажутся адекватными.

Это обстоятельство заставило сначала думать, что болевые ощущения обязаны своим возникновением не наличию каких-либо специальных рецепторов, а представляют собою высшую степень раздражения тех же рецепторов, которые обеспечивают возникновение тактильного, холодового или теплового ощущения. С течением времени удалось выяснить (это было впервые показано немецким физиологом Фрейем), что для восприятия этих болевых ощущений мы имеем специальные рецепторы, потому что болевые ощущения возникают только при условии, если раздражители, имеющие определенную достаточную силу, действуют на строго определенные пункты нашей кожной поверхности. Таким образом, наша кожная поверхность имеет лишь определенные точки, которые дают при локальном, ограниченном раздражении ощущение боли, а соседние точки при таком же раздражении могут болевых ощущений не давать. Метод точечного раздражения еще раньше был применен шведским физиологом Бликсом, которому удалось провести разграничение между температурными и тактильными рецепторами. Теперь мы можем с уверенностью утверждать, что для восприятия четырех видов кожных ощущений мы обладаем четырьмя видами рецепторных аппаратов, раскиданных на поверхности нашей кожи.

Чрезвычайно важно иметь в виду, что распределение этих четырех видов рецепторов на кожной поверхности очень неравномерно, и мы встречаем очаги, в которых очень густо накоплены рецепторы тепловые, мы можем встретить участки, относительно очень богатые болевой чувствительностью или тактильной чувствительностью. Несколько более подробное освещение этого вопроса о распределении различных видов рецепторов в нашей кожной поверхности мы отложим до того времени, когда займемся специально изучением кожной чувствительности, а сейчас, в интересах изучения нервной системы, нужно только помнить, что эти четыре системы связаны с четырьмя отдельными системами проводящих волокон и составляют самостоятельные рецепторные и афферентные единицы.

3. Этим моментом я должен воспользоваться для того, чтобы обратить ваше внимание на вопросы терминологии. Дело в том, что в физиоло-

гической литературе, как и в клинической, а может быть и в психологической, обычно существует смешение некоторых понятий. Термины «чувствительность», «возбудимость» и «раздражимость» (или «раздражительность») употребляют часто как синонимы, обозначающие одно понятие. В результате этого возникают постоянные споры по вопросам, которые, собственно говоря, не должны давать повода для споров. Я лично считаю, это эти термины выгодно употреблять для обозначения различных понятий. Таким образом, богатство нашего языка будет действительно использовано, и вместе с тем будут устранены всякие недоразумения. Поэтому я буду стараться пользоваться понятием «чувствительность» и употреблять термины «чувствительный нерв», «рецептор», «центральный аппарат» только в тех случаях, когда мы можем с уверенностью сказать, что раздражение данного рецептора и соответствующих ему высших образований сопровождается возникновением определенного субъективного ощущения. Значит, термин «чувствительность» как термин субъективный мы и будем употреблять для обозначения тех случаев, где может идти речь об ощущении. С этой точки зрения, когда мы будем говорить о человеческих кожных нервах, о нервах, обусловливающих возникновение температурных, тактильных или болевых ощущений, мы будем говорить о чувствительности рецепторов, о чувствительности проводящих путей. Во всех других случаях, где нет уверенности или не может быть уверенности в том, что данное раздражение сопровождается каким-либо субъективным ощущением, мы будем говорить о явлениях раздражительности и возбудимости.

Основным качеством живой организованной материи мы должны считать, совершенно бесспорно, универсальную способность отвечать на известные раздражения определенным физиологическим эффектом, определенной реакцией. Эта раздражительность, конечно, лежит в основе чувствительности, потому что организм может получить субъективное ощущение лишь при условии, что тот или иной раздражитель использовал раздражительные свойства ткани, и одной из реакций организма является субъективное ощущение. Термин «возбудимость», мне кажется, правильнее будет оставить для обозначения способности тканей, выходя из состояния покоя, переходить в «возбужденное состояние», т. е. давать определенный цикл явлений, характеризуемых как процесс возбуждения. В отношении рецепторов, в отношении нервной ткани в целом, как периферической, так и центральной, и в отношении мышц, т. е. тканей, которые этой способностью обладают в высшей степени и являются аппаратом не только воспринимающим раздражения, но и реагирующим на него процессом возбуждения и передающим это возбуждение от звена к звену, мы и будем пользоваться словом «возбудимость».

Термины «раздражение», «раздражитель» я буду употреблять для описания внешних агентов, действующих на организм, «раздражительность» — для обозначения способности отвечать каким-либо эффектом; слово «возбудимость» остается для тех случаев, когда мы можем говорить о возникновении физиологического процесса возбуждения; «чувствительность» будет применяться в тех случаях, когда можно говорить о возникновении тех или иных субъективных ощущений. При таком использовании терминологии уже мало будет поводов для споров, меньше будет поводов для недоразумений (чем при обычном смешении всех этих понятий).

4. Четыре системы, о которых я говорил, отличаются и по характеру раздражителей, на которые реагируют, и по характеру субъективных ощущений, которыми сопровождается их возбуждение. Всякому ясно, что ощущения тепла, холода, боли, прикосновения — ощущения различные.

Важным для понимания всей остальной физиологии центральной нервной системы является вопрос о том, соответствуют ли этим четырем видам ощущений четыре различных вида рецепторов на периферии в кожной поверхности и четыре раздельные проводящие афферентные системы или используются общие проводящие пути. В настоящее время большинство исследователей придерживается той точки зрения, что проводящие пути для этих четырех родов ощущений, которые у нас возникают, являются раздельными, мы имеем дело с четырьмя от начала до конца самостоятельными системами. Это можно с уверенностью сказать и на основании тех субъективных показаний, которые мы получаем, наблюдая здоровых и больных людей, и на основании тех объективных наблюдений, которые удается произвести на животных, оценивая результат того или иного раздражения по внешней реакции. Мы в настоящее время можем с уверенностью сказать, что и в периферических нервах, и внутри центральной нервной системы ход проводящих путей для этих четырех различных видов раздражимости и чувствительности оказывается различным. Начнем с распределения чувствительностей в периферических нервах.

Уже в первой лекции, говоря о сегментарном распределении афферентных путей на периферии, я указал, что каждый сегмент спинного мозга получает афферентные волокна от трех соседних метамеров тела и, следовательно, стоит в непосредственной связи через афферентную систему не только со своим метамером, но еще и с одним более оральным и одним более аборальным метамерами. Такое заключение было сделано Шеррингтоном на основании специальных опытов, которые заключались в том, что на большом протяжении он исключал все заднекорешковые пути, сохранив только один какой-нибудь задний корешок. Выяснилось, что если вы перестригаете все задние корешки и сохраняете какой-нибудь один корешок, а затем оцениваете способность организма отвечать рефлекторной реакцией хоть на какое-нибудь раздражение, то оказывается, что всегда три метамера тела сохраняют раздражительность. Если вы идете обратным порядком, стараетесь добиться того, чтобы какой-либо метамер тела был совершенно лишен возможности отвечать рефлекторными эффектами на те или иные раздражения, то вы должны перерезать три соседних корешка, потому что если вы перерезаете только один или два корешка, у вас ни один метамер не лишен полностью афферентной иннервации. Таким образом, во всех случаях, когда вы хотите получить полное исключение чувствительности кожи или полное исключение раздражительности ее, способности отвечать на какие бы то ни было раздражения, вы должны перерезать три соседних корешка, и вы получите тогда на одном среднем метамере полное выпадение реактивности. Если же вы сохранили только один корешок, перерезав все остальные, вы получаете наличие чувствительности на трех метамерах, — на краевых несколько слабее, чем на среднем, и притом только на половинах, к нему прилегающих. Это — картина, которая получается в тех случаях, если вы принимаете в расчет все формы существующих рецепторных систем и все формы раздражений, которые для кожи оказываются адекватными, — раздражения болевые (повреждающие), тактильные и температурные.

К иным заключениям пришли другие авторы. Есть авторы, которые утверждают, что распределение афферентных волокон на периферии строго сегментарно, т. е. что каждый данный сегмент спинного мозга связан только с одним соответствующим ему метамером тела, что границы распространения афферентных волокон строго очерчены, без всякого за-

хождения зон друг на друга. Эти авторы исходили из данных о потере болевой чувствительности. Оказывается, что болевая чувствительность, именно чувствительность в отношении резких раздражений, связанная с возникновением своеобразных болевых ощущений, вместе с тем с определенной защитной реакцией организма, действительно имеет строго сегментарное распределение, так что никакого переслаивания не наблюдается. Очевидно, афферентные системы волокон имеют на периферии различное распределение в зависимости от того, какую чувствительность волокна проводят. Волокна тактильной и температурной чувствительности оказываются распределенными в трех соседних метамерах, волокна болевой — только в одном метамере.

Если вы теперь обратитесь к результатам перерезки периферических нервов, то вы будете наблюдать противоположные отношения. Если перерезать какой-нибудь периферический нерв дистальнее того уровня, где спинномозговые нервы образовали периферическое сплетение — пояснично-крестцовое, шейное или плечевое — и обменялись волокнами, то оказывается, что область потери чувствительности в связи с перерезкой или параличом какого-нибудь нерва будет опять-таки более или менее ограниченной. Вы получаете различную картину в зависимости от того, происходит ли потеря чувствительности из-за паралича всех нервов при сохранении одного или из-за паралича одного нерва при сохранении всех других. Область полного выключения чувствительности при перерезке одного нерва и область сохранения чувствительности при его изолированном сохранении будут различны. Область сохранения чувствительности всегда шире, чем область полной потери чувствительности. Это свидетельствует опять о том, что на периферии существует переслаивание волокон, идущих в отдельных периферических чувствительных нервах. Но специальные наблюдения показывают, что тут уже болевая чувствительность оказывается сильно переслоенной, а тактильная — непереслоенной, в противоположность тому, что имеет место в отношении распределения корешковых волокон.

Когда эти афферентные волокна вступают через задние корешки спинального нерва в спинной мозг, сейчас же происходит новое перераспределение путей, и в спинном мозгу они укладываются в различные системы по функциональному признаку, а не по признаку периферического распределения, а именно: волокна тактильной и проприоцептивной чувствительностей вступают, не прерываясь, в задние столбы спинного мозга и по ним поднимаются вверх до продолговатого мозга, чтобы вступить в контакт с клетками ядер задних столбов. Они образуют так называемые пучки Голля и Бурдаха. Характерно для этих волокон распределение их в задних столбах и отсутствие перерыва на всем протяжении спинного мозга. Первый перерыв происходит уже на уровне продолговатого мозга. Отсюда волокна направляются через средний и промежуточный мозг к коре больших полушарий и к мозжечку.

Что касается волокон температурной и болевой чувствительностей, то они находят себе совершенно другие пути. Оказывается, что эти волокна, войдя по задним корешкам в спинной мозг, вступают тут же в серое вещество и, перейдя на противоположную сторону на уровне своего же или вышележащего сегмента, встречают следующий нейрон, следующую нервную клетку в задних рогах серого вещества спинного мозга. В задних рогах скоплены мелкие клетки, которые служат промежуточной станцией для болевой и температурной чувствительностей. Дело всегда обстоит так, что мы видим перекрест и перерыв на уровне своего или ближайшего антериорного сегмента, проведение всегда идет по противополож-

ной стороне спинного мозга, именно по боковым столбам белого вещества. Результатом является возможность дробной перерезки путей и создания диссоциации чувствительностей в зависимости от того, какую часть мы перережем. Надо сказать, что у наших обычных лабораторных животных — у собак — эта дифференциация путей имеет место не в такой отчетливой форме, как у человека. Как показывают опыты, нам всегда удается получить более или менее резкое ослабление реакции на тот или иной вид раздражений, но не удается получить полного выпадения ее. Это касается как обособления проводящих путей разного значения, так и полноты перекреста. В эволюционном процессе все больше и больше эти пути совершенствуются и усложняются. У человека это разделение осуществилось значительно полнее, и мы с уверенностью можем говорить, что вся масса проприоцептивных и тактильных путей идет по задним столбам, а болевых и температурных — по боковым столбам на противоположной половине спинного мозга.

5. Относительно человека мы располагаем только клиническим материалом, т. е. материалом, который создавался болезненными процессами, различными заболеваниями спинного мозга, связанными с перерождением или распадом проводящих путей или клеточных элементов. Относительно хода волокон болевой и температурной чувствительностей нам совершенно отчетливые данные предоставляют случаи заболевания так называемой сирингомиелией. Процесс этот заключается в образовании в сером веществе спинного мозга вакуолей, сопровождающихся сжатием и разрушением клеточных элементов и волокон. Это заболевание протекает обыкновенно в форме сегментарного поражения спинного мозга. Процесс касается только серого вещества спинного мозга и захватывает чаще всего область задних рогов. Расположенные здесь группы клеток и связанные с ними волокна и являются пораженными и сплошь и рядом ликвидированными. В этих случаях мы получаем сегментарное выключение болевой и температурной чувствительности при полной сохранности чувствительностей проприоцептивной и тактильной. Роль этих клеток иллюстрируется также случаем, который был описан в Швейцарии (заимствую из руководства Лючиани). Один швейцарский врач с большим терапевтическим опытом в течение многих лет вел медицинскую практику и отличался искусством до тончайших подробностей и мелочей оценивать человеческий пульс, улавливать все качественные и количественные особенности пульса. Затем он великолепно пользовался приемом пальпации — ощупывания внутренностей. Он разбирался в изменениях, которые представляли внутренние органы в смысле формы, величины, консистенции и т. д. Вместе с тем он абсолютно не знал болевой чувствительности. Ему можно было резать, колоть кожу пальцев, и он никаких болевых ощущений не испытывал. Он испытывал только ощущение прикосновения. Если ему приходилось подвергаться ранению, то он получал серьезные повреждения без того, чтобы от этого страдать. Согласно его завещанию, его спинной мозг после смерти был тщательно гистологически исследован для выяснения этих особенностей, оказалось, что группы мелких клеток в задних рогах серого вещества были атрофированы. Это не был случай сирингомиелии, а была другая форма заболевания, но эти группы клеток оказались отсутствующими. Это было или врожденное недоразвитие, или ранняя атрофия. В настоящее время мы можем с уверенностью сказать, что хорошо знаем интраспинальный ход волокон болевой и температурной чувствительностей.

В последние годы мы имеем большой клинический, вернее госпитальный, материал, который получен в результате мировой войны. Она дала

много случаев огнестрельных и всяких иных поражений центральной нервной системы, и эти случаи были изучены неврологами, особенно в Англии и Германии. На основании этого материала мы в настоящее время настолько хорошо знаем ход отдельных проводящих систем, что в известных случаях упорных, непрекращающихся болей, вызванных тем или иным заболеванием внутренних органов или какими-нибудь периферическими ранениями, врачи прибегают к крайней мере, уже долженствующей обеспечить человеку освобождение от страданий: делают хордотомию, т. е. перерезку определенных пучков волокон спинного мозга. Речь идет о передних частях боковых столбов спинного мозга, перерезкой которых исключается проведение болевой чувствительности из нижележащих метамеров тела.

В последние годы хордотомия производится довольно часто, но о результатах ее приходится слышать противоречивые отзывы. В то время как в большом числе случаев она дает полное прекращение болевых ощущений с нижележащих метамеров, иногда боли остаются, по-видимому, вследствие наличия аберрирующих болевых волокон, проходящих по пограничному симпатическому стволу и вступающих в спинной мозг через rami communicantes более антериорных сегментов.

6. Для того чтобы окончательно разобрать вопрос об афферентной системе в той мере, как это нам нужно для понимания функций центральной нервной системы, я должен обратить внимание на то, что в настоящее время нам приходится кроме той классификации, о которой я сейчас говорю (т. е. классификации по характеру, по качеству или модальности ощущений), пользоваться еще классификацией по несколько иным признакам. Эту классификацию предложил английский невропатолог Хэд, который систематически занимался вопросом о нарушениях кожной чувствительности при различных заболеваниях и повреждениях периферических нервов, особенно при регенерации их после поражений, и пришел в конце концов к необходимости создать новую классификацию. Эту новую классификацию он проверил путем эксперимента на себе самом. Он заставил перерезать у себя и тотчас снова сшить одну из кожных чувствительных веточек и следил за расстройствами и постепенным восстановлением чувствительности в течение пяти с лишним лет. Этот эксперимент еще больше убедил его в том, что его классификация хорошо объясняет наблюдаемые явления.

Речь идет о том, что все четыре системы афферентных волокон могут быть разделены по новому признаку на две группы. Одна группа волокон после перерезки периферического нерва или повреждения его регенерирует (восстановляется анатомически) и дает функциональную реституцию (т. е. восстановление функциональных свойств) сравнительно скоро; другая группа волокон дает эту реституцию сравнительно очень медленно. Известно, что последствием перерезки периферического нерва является дегенерация дистального отрезка, того отрезка нерва, который отделен от клеточных тел. Если вы концы перерезанных нервов сближаете и сшиваете, то вы создаете благоприятные условия для того, чтобы нерв регенерировал, восстановился. Эта регенерация является результатом роста волокон из проксимального отрезка на периферию путем врастания новых осевых цилиндров в старые шванновские оболочки. Это врастание вплоть до области периферических рецепторов создает условия для восстановления рецепторов и для новой жизни нерва. Регенерация протекает с различной скоростью в различных частях нервной системы. Так, оказывается, что все афферентные волокна разделяются на две группы — медленно и быстро регенерирующие. Если вы перережете

и снова сошьете какой-нибудь периферический кожный нерв, вы получите в определенном участке тела сначала полную потерю чувствительности, а затем постепенное восстановление чувствительности. В течение нескольких недель вы имеете полное отсутствие чувствительности, а потом постепенно начинают появляться очаги чувствительности. Сначала появляется болевая чувствительность и температурная, но лишь при резких температурных раздражениях, именно температурой свыше 50° и ниже 4—5°. Такие температуры уже воспринимаются. Болевая чувствительность и грубая температурная восстанавливаются в течение ближайших месяцев. Первые функциональные признаки регенерации появляются через полтора—два месяца, и реституция заканчивается на протяжении первых 5—6 месяцев. Функциональная реституция тактильной чувствительности и той тонкой температурной чувствительности, которая в нормальных условиях обеспечивает нам возможность улавливать отклонения на 4—5° от исходной температуры в ту или другую сторону, начинает восстанавливаться через 6—7 месяцев. Для полного восстановления требуется срок от 4 до 6 лет. При этом самый характер чувствительности оказывается несколько измененным в период, когда мы имеем налицо одну быстро реституирующую чувствительность, без осложнения ее другой, поздно реституирующей.

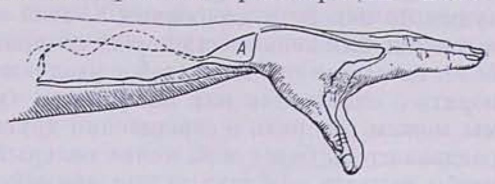


Рис. 3. Область потери чувствительности после перерезки ramus superficialis n. radialis. (По Хэду).

Жирная линия — очерчивает область нечувствительную к уколам, *тонкая* — к прикосновению ватой. *Пунктирная линия* означает, что граница потери чувствительности недостаточно четка. На треугольном участке *A* утеряна чувствительность к уколам, но сохранена к прикосновению ватой.

Когда мы имеем дело с нормальной человеческой кожей и оцениваем ее реактивность, то мы встречаемся с очень сложными отношениями.

Как оказывается, субъективное ощущение, которое мы получаем при раздражении нашей кожи, и та ответная реакция, которая при этом наблюдается, представляют собою не только результат раздражения того именно рецептора, на раздражение которого мы рассчитываем, но еще и осложняющего вмешательства других рецепторов. В результате этого и качественно, и количественно наши субъективные ощущения оказываются измененными по сравнению с тем случаем, если бы мы имели дело с изолированной деятельностью одного рецептора.

Наблюдения Хэда на самом себе после перерезки и сшивания одной из кожных чувствительных веточек (а именно ramus superficialis n. radialis), иннервирующей область большого пальца и лучевой части предплечья (рис. 3), дали следующие результаты. На протяжении нескольких месяцев наблюдалось такое состояние, когда одна группа чувствительных волокон уже регенерировала и функционально реституировалась, а вторая система еще не начала процесса регенерации. В результате этого на протяжении нескольких месяцев Хэд имел дело с наличием только определенной категории чувствительности. Вся болевая чувствительность была налицо, так же как и грубая температурная чувствительность. Оказалось, что раздражение измененной таким образом области кожи сопровождалось своеобразными ощущениями, которых Хэд раньше, а в других частях тела и теперь, не испытывал. Например, ощущение боли при простом уколе иголкой было настолько резким, что он не мог сдержать крика и бурной универсальной двигательной реакции. Он вздрагивал, метался и кричал. Следовательно, речь идет о каком-то колоссальном повышении

чувствительности и о колоссальном повышении ответной защитной реакции.

7. Говоря о повышении чувствительности, мы должны опять-таки условиться относительно номенклатуры. Обычно в физиологической и клинической литературе возникают недоразумения, потому что, говоря о «повышении чувствительности», мы не всегда знаем точно, что́ под этим словом подразумевается. Вы знаете, что о совершенстве реакции, о степени возбудимости и чувствительности специальных приборов мы можем судить прежде всего по той минимальной силе раздражителя, которая должна быть применена, для того чтобы вызвать эффект, т. е. мы судим по порогу раздражения. С этой стороны мы должны говорить о повышении или понижении порога раздражения. Когда придется применять более сильное или более слабое раздражение, чем в норме, то мы можем говорить о понижении или повышении чувствительности. С другой стороны, мы можем говорить о совершенно другом роде явлений. Мы можем иметь раздражитель более или менее сильный, но только достаточный для того, чтобы вызвать эффект, но при применении этой силы раздражения, которая является пороговой, мы получим в одном случае умеренную реакцию, а в другом — реакцию бурную. Случай Хэда как раз сюда и подходит. Оказывается, что он применял для болевого раздражения обычные раздражители, а ответная реакция была другая, более бурная. Поэтому правильно будет различать, как это теперь и принято, «гиперальгезию» от «гиперпатии». Мы пользуемся двумя искусственно составленными терминами так, чтобы обозначить одно или другое нарушение чувствительности. О гиперальгезии мы будем говорить в том случае, когда повышение болевой чувствительности характеризуется понижением порога, т. е. способностью отвечать ощущением боли на более слабое, чем в норме, раздражение, и о гиперпатии — при той форме повышения болевой чувствительности, которая характеризуется тем, что на нормальные раздражения организм отвечает более сильной реакцией. Эта гиперпатия выражается субъективно в том, что человек испытывает гораздо более резкое болевое ощущение, чем в норме, а объективно в том, что ответная двигательная реакция усилена и генерализована. В случаях, когда мы не можем и не хотим оценить субъективный момент, нам придется говорить только о гиперрефлексии.

Характерные осложнения Хэд обнаружил в отношении к температурным раздражителям. Оказывается, что температурные ощущения требовали применения более сильного раздражения. Только при температуре ниже 10° или при повышении температуры выше 45—50° он испытывал ощущение холода или тепла. С этой точки зрения температурная чувствительность была понижена, потому что нормально мы ощущаем разницу в 3—4°, а здесь эта разница достигала 15—20° (рис. 4). Но зато возникающие при этом ощущения холода или жара были очень повышены, тягостны, граничили с ощущением боли, сопровождались обобщенной двигательной реакцией и не были локализованы. Таким образом, у него имелась налицо температурная гиперпатия при температурной же гипэстезии. Различать эти формы нарушения чувствительности необходимо. До тех пор пока это разграничение отсутствовало, были постоянные пререкания и споры о том, повышена или понижена чувствительность при том или ином состоянии.

8. Как же толкует Хэд, впервые обнаруживший такую большую разницу в сроках регенерации и функциональной реституции чувствительных нервов это явление? Он делает предположение, что в процессе развития нашей нервной системы мы имеем дело с определенными этапами,

которые относятся к различным филогенетическим эпохам. Следовательно, мы должны усматривать в нашей нервной системе аппараты с функциями, филогенетически более древними, и аппараты с функциями, филогенетически более поздними, представляющие собою более позднюю надстройку. Он думает, что та категория чувствительностей, которая обладает способностью быстро восстанавливаться, характеризуется реактивностью только в отношении сравнительно грубых раздражителей, как сильные колебания температуры в ту или иную сторону, сильные механические воздействия, характеризуется субъективно возникновением тягостных, неприятных ощущений резкой боли, резкого холода, резкого жара, а объективно — очень бурной, разлитой двигательной реакцией, — представляет собою примитивную, филогенетически древнюю систему, которая на ранних стадиях развития организмов обеспечивала их благополучие в достаточной мере. Затем прибавляются в процессе развития более поздние образования, которые дают организму возможность реагировать на гораздо более тонкие раздражители (как на прикосновение волоском), воспринимать их как точно локализируемые, нетягостные ощущения, отвечать на эти раздражения умеренной, но уточненной двигательной реакцией. Эти две категории чувствительностей и соответствующие им системы афферентных волокон Хэд обозначил терминами «протопатическая» и «эпикритическая». Особенно важно отметить следующее указание Хэда: возникновение филогенетически более поздних и более совершенных приборов сопровождается изменением функциональной способности филогенетически более древних приборов. Эта точка зрения, которая, конечно, требует еще тщательной проверки, подтверждения и обоснования, во всяком случае представляется в высшей степени важной в том отношении, что она, с одной стороны, правильно освещает наличный фактический материал, а с другой — дает определенные отправные пункты для дальнейшей разработки вопроса.

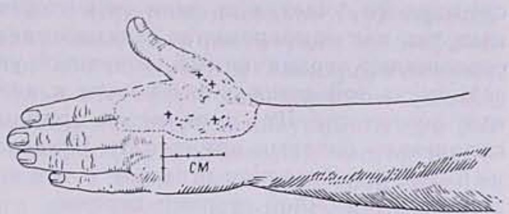


Рис. 4. Восстановление чувствительности при регенерации нерва. (По Хэду).

Точки — холодовые, *крестики* — тепловые рецепторы. В очерченной области восстановилась чувствительность к уколам, ледяной воде, нагретой до 50° С, но отсутствовала чувствительность к прикосновению ватой и к воде при температуре 25 и 38° С.

Суть дела сводится к тому, что то самое раздражение уколом булавки, нанесенное на тот самый рецептор, на ту же болевую точку, в норме вызывает только умеренное ощущение боли, развивает только какую-нибудь специальную, ограниченную реакцию вроде отодвигания конечности от раздражителя или устранения этого раздражителя другой конечностью и т. д., а при отсутствии филогенетически поздней формы чувствительности вызывает чрезвычайно тягостное болевое ощущение и бурную общую реакцию, сопровождающуюся криком.

9. Еще одна характерная подробность заключается в том, что это болевое тягостное ощущение, которое появляется вначале, на первых этапах реституции, характеризуется отсутствием точной локализации боли. Вы все знаете, что в отношении всех наших ощущений мы обнаруживаем способность точно локализовать ощущение пространственно. Эта способность нашей нервной системы локализовать ощущение является гарантией того, что мы в нашей обычной жизни совершенно правильно ориентируемся относительно раздражения, относительно расположения тех или

иных предметов в окружающей среде. Если раздражитель действует на данный отрезок кожной поверхности, то я могу правильно локализовать этот раздражитель, указать место его действия и связать его с чувством боли в определенном участке моего тела. Потеря этой локализационной способности представляет для нас существенный дефект. Она устраняет возможность точной ориентации относительно того, что происходит в пространстве, а следовательно, устраняет возможность правильно реагировать.

Оказывается, что на ранних этапах реституции, когда тактильной чувствительности нет, мы лишены способности точно локализовать боль. Человек испытывает боль, но не может сказать, где эта боль возникла, какая часть тела у него болит. Это явление Хэд толкует таким образом, что способность точно локализовать болевое ощущение есть уже результат суммарного участия в деле рецепторов болевых и рецепторов тактильных, так как одновременно с нанесением боли, даже когда мы производим совершенно ограниченный, точечный укол, мы вызываем деформацию соседних частей кожи и вовлекаем в дело высокочувствительные тактильные рецепторы. Это и является причиной того, что мы можем точно локализовать болевые ощущения. Болевое ощущение оказывается заторможенным, ослабленным и вместе с тем точно локализованным. Эта находка является в высшей степени важной.

10. Следовательно, возникновение новых аппаратов, новых систем, соответствующих более поздним формам деятельности, протекает небезразлично в отношении более древних форм. Более древние формы оказываются до некоторой степени регулированными со стороны филогенетически более поздних образований. Как мы увидим дальше, на всем протяжении физиологии центральной нервной системы мы будем наталкиваться на то общее положение, что по мере эволюции, по мере развития организма, по мере усложнения его отношений к внешнему миру возникают новые формы деятельности, которые осуществляются за счет подавления, упрятывания куда-то деятельностей более древних. Древние формы не пропадают, а оказываются только замаскированными, прикрытыми новыми процессами. При устранении этих более поздних явлений обнаруживаются те процессы, которые были характерны для отдаленных предков.

11. Надо, однако, отметить, что учение Хэда далеко не пользуется общим признанием и едва ли может быть принято целиком и безоговорочно. Против этого учения делается ряд возражений различного характера и различной ценности. Одни из оппонентов отрицают правильность самой картины хода восстановления чувствительностей, которую описал Хэд. Эти возражения наименее основательны. Сам Хэд, пользуясь сначала наблюдениями над клиническим и больничным материалом, не мог составить себе достаточно ясной картины на основании показаний пациентов, в различной степени страдающих от основного болезненного процесса, в различной мере утомленных, в различной степени интеллигентных, для того чтобы наблюдать за своими ощущениями, оценивать их и давать о них показания. Хэд прибег к эксперименту на себе, чтобы получить путем наблюдения собственных ощущений ориентирующую линию для оценки явлений, но даже тут оказалось, что в условиях обычной трудовой жизни врача большого города нельзя правильно и однообразно воспринимать и оценивать свои ощущения. Хэд вынужден был прибегнуть к регулярным выездам за город для создания спокойного и постоянного фона, для обеспечения достаточного предварительного отдыха и, кроме того, привлечь специального высококомпетентного сотрудника (Rivers) для нанесения раздражений и записи показаний во избежание

тормозящих факторов и невольной предвзятости. Все это заставляет думать, что именно описанная Хэдом картина является наиболее верной и соответствующей истинным неосложненным отношениям. В сравнительно недавнее время (20-е годы нашего века) опыт Хэда был точно воспроизведен одним голландским автором, который полностью подтвердил описанную Хэдом картину. Вторая группа возражений против учения Хэда касается толкования фактов. Считают, что факт начальной диссоциации чувствительностей и особенный характер ощущений «протопатического» периода реституции правильнее объяснять не допущением двух самостоятельных афферентных систем, имеющих различное прошлое и друг с другом взаимодействующих, а тем, что молодые, недавно регенерировавшие рецепторные приборы и нервные пути не сразу достигают полного функционального совершенства: «протопатическая» чувствительность Хэда есть якобы просто определенная фаза реституции и совершенствования той же системы, которая обеспечивает и «эпикритическую», вполне уравновешенную чувствительность. Одно из наиболее ценных в этом отношении указаний мы находим в данных вышеупомянутого голландского исследователя, который в период существования чистой протопатической чувствительности вырезал у себя из пораженной области кожи кусочки для гистологического изучения рецепторных аппаратов и обнаружил присутствие всех тех форм рецепторов, которые встречаются в нормальной коже. Следовательно, надежда на гистологическое расчленение рецепторов «протопатических» и «эпикритических» не оправдалась (устное сообщение профессора Букке).

12. Исходя из установленного мною и моими сотрудниками факта влияния симпатических волокон на функциональные свойства периферических рецепторов, я предложил Волохову заняться изучением хода функциональной реституции афферентных нервов у собаки при наличии и при отсутствии симпатической иннервации. Я надеялся получить указания на особенности рефлекторных реакций при раздражении свежереституированных нервных приборов, соответственно «протопатическому» периоду Хэда, и вместе с тем из различий между контрольной и симпатэктомированной конечностью составить заключение, не является ли этот «протопатический» характер эффектов результатом нарушенной и еще не восстановившейся регуляции возбудимости и эффективности рецепторов. Данные, полученные Волоховым, не дали возможности сделать какие-либо выводы относительно механизма протопатической и эпикритической чувствительностей, но зато обнаружили ряд очень важных и интересных отношений. Именно, обнаружилось, что в самый ранний период реституции возникают отдельные разбросанные чувствительные к уколам пункты; действительными оказываются только уколы значительной интенсивности или глубины; они сопровождаются повышенной реакцией (вскрикивание и резкое отдергивание конечности и общее вздрагивание). Далее, после полученного эффективного раздражения возбудимые пункты надолго теряют свою возбудимость (утомление, рефракторность или слишком ускоренная адаптация с понижением эффективности).

Но особенно интересным является факт чередования периодов возбудимости и невозбудимости независимо от нанесенных раздражений, как бы «мигание» рецепторов и поочередное их функционирование. Сравнение топографии раздражимых пунктов в смежные дни показывало это чередование в высшей степени отчетливо (рис. 5). В настоящее время мы еще не можем сказать, является ли это особенностью молодых, только что возникших в процессе регенерации рецепторов или и в норме мы имеем такое же «дежурство» рецепторов, но не замечаем его вследствие

большого изобилия и очень тесного их расположения. Что касается значения симпатической иннервации, то оказалось, что симпатэктомированная сторона всегда отчетливо и очень значительно отстает в сроках реституции чувствительности от контрольной стороны.

13. Я хотел бы добавить еще несколько слов по вопросу о диссоциации чувствительностей. Я привел вам примеры изолированного поражения болевой и температурной чувствительностей при полной сохранности тактильной и проприоцептивной (случай швейцарского врача, страдавшего поражением клеток задних рогов, случаи сирингомиелии). Ясно, что человек, который может при помощи своих пальцев тщательно ощупывать внутренности и оценивать степень уплотнения или увеличения их, изменения формы и устройства поверхности, может с точностью оценивать особенности человеческого пульса, не пользуясь специальными инструментами, должен обладать очень хорошо выраженной и хорошо функционирующей тактильной и проприоцептивной чувствительностями.

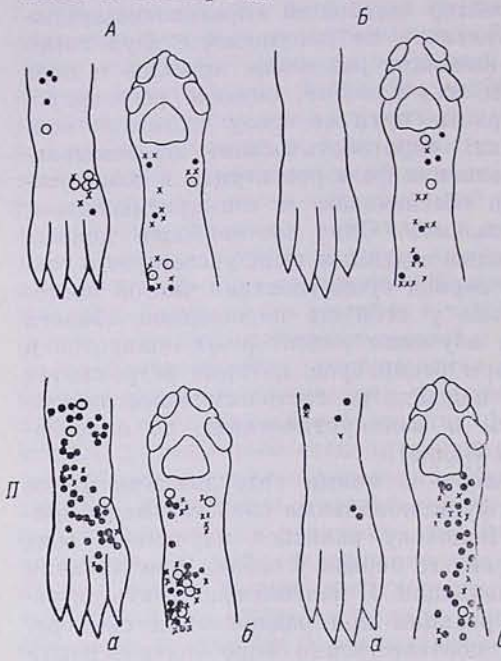


Рис. 5. Восстановление чувствительности при регенерации нервов на контрольной (*А*) и симпатэктомированной (*Б*) конечностях. (По Волохову).

Кружки — участки, реагирующие на 93-й и 94-й (*I*), 98-й и 100-й (*II*) дни; *точки* — участки, реагирующие только на 93-й (*I*) и 98-й (*II*) дни; *крестики* — только на 94-й (*I*) и 100-й (*II*) дни. *а* — вид спереди; *б* — вид сзади.

Наряду с этим мы наталкиваемся на картину системного поражения задних столбов спинного мозга, например при спинной сухотке, где задние столбы полностью или в значительной степени оказываются склерозированными и перестают проводить возбуждение с периферии. В этих случаях у человека оказывается пораженной проприоцептивная чувствительность в некоторых областях тела. При этом обнаруживаются два вида очень важных явлений. Человек теряет способность оценивать положение своих конечностей в пространстве, теряет способность оценивать амплитуду своих движений и производить движения лишь в том размере, как это диктуется необходимостью; наблюдаются явления атаксии, нарушенной координации движений. Но, что особенно для нас сейчас важно, наряду с этим получается изощрение некоторых других видов чувствительности. Человек научается так изощренно пользоваться зрительным и лабиринтным приборами, что компенсирует, до поры до времени, недостаток мышечного чувства и с открытыми глазами и при полной исправности лабиринтов еще довольно хорошо ходит, несмотря на то что у него никаких сигналов с двигательного аппарата не имеется. Если же он закрывает глаза или если имеется дефект внутреннего уха и понижение функции лабиринтного прибора, то он не может ходить, не может держаться на ногах, не может соразмерить движений так, чтобы сносно выполнить какой-нибудь двигательный акт.

Еще более тягостно то, что при этом очень часто наступают сильная гиперальгезия и гиперпатия, вроде той, о которой я говорил по поводу хэдовского случая дробной регенерации перерезанного нерва. Как раз эти табетики, лишенные проприоцептивной чувствительности, в значительной степени потерявшие и тактильную чувствительность, характеризуются тем, что у них болевая чувствительность оказывается чрезвычайно усиленной по сравнению с нормой и сплошь и рядом приводит к так называемым патологическим кризам, выражающимся в том, что в той или иной области тела наступают непереносимые боли, не поддающиеся никакому лечению и вместе с тем не связанные с какими-либо определенными изменениями, которые могли бы служить объяснением для этой боли. Очевидно, в данном случае речь идет о реагировании на какие-то формы раздражения, которые обычно не ощущаются, а тут сопровождаются болевыми ощущениями, очень бурными и тягостными. Общее представление о взаимоотношении различных родов чувствительности этими табетическими кризами до некоторой степени оправдывается.

14. В последнее время мне и Панкратову удалось объективно наблюдать у кошек, подвергшихся перерезке различных афферентных систем, явления, которые очень хорошо гармонируют с учением Хэда. Именно, у кошки с перерезанными на уровне атланта задними столбами белого вещества (выключение проприоцептивной и тактильной чувствительностей) ущемление хвоста вызывает резко повышенную реакцию в форме отчаянного крика, общих движений и попыток бежать (аналогично гиперпатической картине у человека), но при этом ни малейшего намека на локализацию болевого ощущения: нет поворота головы к раздражаемому месту хвоста, нет попыток зубами или лапами устранить раздражитель, как это делают нормальные кошки. Появление перед глазами такой кошки другого животного ведет к резко агрессивному поведению по отношению к последнему и даже к неправильному направлению двигательных реакций. Недостающая в связи с потерей тактильной чувствительности локализация боли заменяется повышением роли оптических показаний. Наоборот, у кошек с перерезанными зрительными нервами наблюдается крайнее изощрение тактильной чувствительности и чрезвычайное ускорение и уточнение двигательной реакции на раздражение хвоста; эти кошки делают стремительный поворот и пытаются укусить или поцарапать раздражающую руку.

Такие же явления, как при перерезке задних столбов, Панкратов наблюдал у кошки без больших полушарий и у кошки с повреждением (пока еще анатомически не определенным) зрительных чертогов, — очевидно во всех случаях речь идет о выпадении или крайнем ограничении тактильной чувствительности при сохранности болевой.

Интересно, что, по наблюдениям Панкратова, безмозжечковые кошки, несмотря на всю свою моторную инвалидность, обнаруживают в полной мере способность локализовать боль и сразу же направляют свою двигательную реакцию в сторону раздражаемого места. Хотя и неловко, атактично, но все же очень скоро они снимают надетый на хвост зажим Мора.

15. Вопрос о болевой чувствительности представлен мною всецело в свете учения Макса Фрея о самостоятельности аппарата болевой чувствительности, начиная с рецепторов и кончая центральным представительством. Эта точка зрения является наиболее распространенной и вместе с тем наиболее просто объясняющей наличный фактический материал.

Однако нужно иметь в виду, что она не является общепризнанной и параллельно с ее развитием все время в большей или меньшей мере вы-

ступало на свет другое учение, по которому боль является не самостоятельной чувствительностью, а лишь особой разновидностью других видов чувствительности. Необходимым условием возникновения болевых ощущений сторонники этого учения считают чрезмерную силу действующих раздражений, либо особое состояние возбудимости нервного прибора. В самой малоразвитой форме эта точка зрения была принята еще Иоганном Мюллером, который полагал, что все раздражения — механические, химические и термические, действуя на рецепторы кожи и органов, могут при определенных условиях дать ощущение боли.

В более позднее время сторонником этого взгляда явился Шарль Рише, который уже значительно видоизменил первоначальное учение. Именно, Рише должен был считаться с совершенно бесспорным фактом раздельного проведения различных видов чувствительности в спинном мозгу, в частности с обособленным проведением болевой чувствительности. По мнению Рише, в периферическом отделе имеются только аппараты тактильной, тепловой и холодовой чувствительностей, волокна которых по вступлении в спинной мозг расщепляются; основная группа волокон, не прерываясь в спинном мозгу, поднимается до продолговатого и служит для проведения соответствующих чувствительностей, коллатерали же их вступают на уровне своего сегмента в контакт с клетками задних рогов серого вещества и при сильных раздражениях вызывают в них процесс возбуждения, который по волокнам боковых столбов проводится к головному мозгу вплоть до специальных болевых центров. Таким образом, начиная от спинного мозга, аппарат болевой чувствительности должен считаться уже самостоятельным. Наиболее ярким противником точки зрения Фрея является Гольдшейдер, который, начиная с 1881 г., непрерывно накапливает и публикует данные, не согласующиеся с учением Фрея и требующие иного объяснения. Гольдшейдер подчеркивает свой приоритет в деле обнаружения так называемых «болевых точек» в коже, но не считает их наличие доказательством самостоятельности болевой чувствительности. Главные доводы Гольдшейдера заключаются в следующем: с одной стороны, эти болевые точки, при раздражениях сублиминальных для боли, дают те или иные ощущения (прикосновения, давления, жжения и т. д.), которые Гольдшейдер называет подболевыми ощущениями, и даже при пороговых раздражениях, по наблюдениям Гольдшейдера, сначала воспринимается тактильное ощущение и уже затем — быстро назревающее болевое. С другой стороны, так называемые «пункты давления» и «пункты прикосновения» при некотором усилении раздражения дают ощущения нестерпимой боли. Гольдшейдер считает, что на периферии рецепторы и афферентные волокна болевой чувствительности тождественны с таковыми чувствительности к прикосновению и давлению: это — рецепторы, реагирующие на деформацию кожи. Так же, как Рише, он принимает расщепление путей в спинном мозгу и считает обязательным для возникновения боли участие клеток задних рогов, как аппаратов, суммирующих периферические импульсы и отвечающих сильными разрядами в восходящем направлении, но, в отличие от Рише, он этим центральным аппаратам не приписывает характера самостоятельных аппаратов болевой чувствительности, а признает за ними значение прибора, изменяющего функциональные свойства центральной нервной системы, ее «настройку», и в результате этого изменяющего характер ощущений.

Чрезвычайно интересным в учении Гольдшейдера является то, что на основании субъективного анализа болевых ощущений, сравнивая их с другими, например осязательными ощущениями в отношении степени

иррадиации и т. д., Гольдшейдер высказал предположение о значении суммационных явлений в спинном мозгу, а в силу этого пришел к заключению, что периферическим рецепторам (различным в различной степени) свойственно отвечать на постоянное механическое раздражение более или менее длительной серией импульсов того или иного ритма. Это заключение сформулировано им вполне отчетливо в 1921 году, а 5 лет спустя Эдриан, изучая осциллографически токи действия афферентных нервов при натуральных раздражениях рецепторов, обнаружил именно такое возникновение ритмов. Разницу между рецепторами в пунктах давления и в пунктах болевых Гольдшейдер усматривает именно в неодинаковых порогах, в неодинаковой ритмике возникающих импульсов и в различной скорости затухания, т. е. адаптации; и действительно, в опытах Эдриана получалось такое различие между рецепторами. Болевые рецепторы характеризуются длинной слабо затухающей серией импульсов, Тактильные — короткой быстро затухающей. Эдриан не упоминает о догадках Гольдшейдера, а факты рассматривает с точки зрения концепции Фрея. Против самостоятельности болевой чувствительности высказывается и Пиерон, который считает, что все ощущения могут переходить в болевые, что Фрей изучал только один из многочисленных видов боли.

16. Следующий вопрос, который нам надлежит разобрать, это вопрос о том, как устанавливаются связи между афферентной системой, с одной стороны, и эфферентной, выносящей системой — с другой. Я обращал уже ваше внимание на то, что на всем протяжении продолговатого и спинного мозга вхождение афферентных и выхождение эфферентных путей носит сегментарный характер. Относительно двигательной иннервации скелетной мускулатуры я должен указать, что каждый сегмент спинного мозга иннервирует три соседних метамера и каждый метамер получает иннервацию от трех сегментов. Выше я указал, что при нормальных условиях у высокоорганизованных животных мы имеем дело с реакциями, в которых усмотреть сегментарность очень трудно. Представьте себе человека или даже собаку со всеми их реакциями на внешние раздражения и усмотрите в этих реакциях какую-нибудь сегментарность. Вы отлично знаете, что если ущипнуть собаке хвост или лапу, то собака вас куснет или завизжит. Но при этом будет и реакция хвостом или той конечностью, которую вы ущипнули. Следовательно, это не сегментарная реакция, а форма реакции, которая охватывает и более или менее отдаленные части тела. Из этого, однако, не следует, что сегментарной рефлекторной реакции не существует. Мы можем искусственно создать условия для того, чтобы получить совершенно ограниченную сегментарную реакцию. Единственным верным условием является здесь полная изоляция данного сегмента от связи с другими сегментами. Если мы произведем ряд поперечных перерезок спинного мозга на определенных уровнях, мы можем небольшие участки спинного мозга отделить друг от друга. Тогда определенные метамеры тела будут связаны только с соответствующими сегментами спинного мозга и окажется, что одного сегмента достаточно, чтобы отдельные метамеры давали рефлекторную реакцию, в которой мы обнаружим известную степень координации. Это не какие-нибудь беспорядочные движения, а совершенно правильные, нормальные в смысле координации, в смысле соотношения в работе сгибателей и разгибателей, аддукторов и абдукторов. В каждом сегменте мы имеем участок мозга, который обеспечивает переход возбуждения с афферентного на эфферентный путь и соответствующую координацию. Он является не только рефлекторным, но и координационным центром; координационные соотношения создаются внутри каждого сегмента спинного мозга.

Есть возможность эту сегментарность в распределении путей и в осуществлении определенных функций выявить и другим порядком. В последние десятилетия очень широко практикуется прием повышения функциональной способности, повышения раздражимости и возбудимости отдельных сегментов спинного мозга при помощи локального нанесения различных ядов (Дюссер де Барени, Беритов). Пользуются для этого чаще всего стрихнином, накладывая смоченную его раствором фильтровальную бумажку или вату на определенный пояс спинного мозга. При этом, если вы накладываете на заднюю поверхность спинного мозга стрихнин, который входит, впитывается в серое вещество задних рогов, то вы здесь создаете условия для повышения возбудимости этих приборов, и в результате этого в данном сегменте реактивность оказывается повышенной, в то время как в остальных частях она остается на нормальном уровне. При этих условиях удается вызывать сегментарные реакции, реакции данного сегмента на раздражение, без того чтобы другие сегменты были вовлечены в действие. Таким искусственным приемом можно достигнуть того, что какой-нибудь мышечный метамер тела будет давать определенную ответную двигательную реакцию на раздражение, падающее на соответствующий метамер кожи. Тут можно говорить о сегментарной реакции. Если вы ни перерезок, ни местного фармакологического воздействия не производите, то центральная нервная система функционирует как целое и организм реагирует как целое. Но опять-таки мы можем различать при этом бо́льшую или меньшую степень генерализации реакции. Тут можно привести пример с тем же ущемлением хвоста собаки или кошки, когда она либо только отодвигает хвост, либо еще кричит и кусает вас, наконец, когда она обращается в бегство. Но, кроме того, мы видим иногда генерализацию заведомо ненормальную, как в том случае, когда человек на укол булавки отвечает криком и движением всех конечностей. Крайний пример патологической генерализации представлен случаями стрихнинного отравления, когда на всякое раздражение животное отвечает некоординированными общими судорогами. Следовательно, мы должны себе представить, что все сегменты тела связаны в единое целое, взаимно друг на друга влияют, но, с другой стороны, что распространяющееся по всей массе спинного мозга возбуждение вливается в определенные рамки и ведет к строго координированной ответной реакции.

В настоящее время, на основании имеющегося фактического материала, мы должны представить себе существование следующих связей афферентных волокон внутри центральной нервной системы. Мы должны представить себе, что в каждом сегменте тела все виды афферентных волокон вступают в серое вещество спинного мозга и входят в контакт с соответствующим двигательным прибором. Предполагают, что все виды афферентных волокон вступают или посылают коллатерали в серое вещество задних рогов, чтобы смыкаться на выносящий путь посредством тех или иных вставочных нейронов. Кроме того, другие коллатерали тех же афферентных волокон по определенным системам белого вещества спинного мозга тянутся по направлению вверх и вниз, и в этих продольных системах мы должны различать, с одной стороны, короткие системы, которые устанавливают связь между отдельными сегментами спинного мозга, и более длинные пути, которые несут возбуждение до головного мозга.

Я уже упоминал, что, например, в задних столбах волокна голлевского и бурдаховского пучков тянутся до ядер f. cuneati и f. gracilis, где они имеют перерыв, и по отросткам клеток этих ядер посылают возбу-

ждение вплоть до больших полушарий. Для болевой чувствительности мы должны признать несколько перерывов. Первый происходит внутри серого вещества спинного мозга, следующий — в определенных ядрах таламической области.

17. Чрезвычайно важным является вопрос об уровне, до которого подымаются в конце концов импульсы от афферентных нервов. Относительно температурной чувствительности, так же как относительно тактильной и проприоцептивной, есть все данные, чтобы признать наличие в коре головного мозга соответствующих зон представительства. В отношении болевой чувствительности идут споры. Одни считают, что она имеет свое представительство в коре головного мозга, другие утверждают, что проводящие пути болевой чувствительности тянутся только до таламической области, что болевые ощущения возникают вследствие возбуждения таламической области; что если бы даже кора была убрана, то чувство боли могло бы остаться за счет таламуса. Это вопрос спорный, который требует еще своего разрешения. В дальнейшем изложении я остановлюсь еще раз на этом вопросе и укажу, какие имеются данные для того и другого взгляда. Во всяком случае мы имеем картину замыкания путей в сегментарном приборе, имеем продольные волокна, которые обобщают много сегментов или все сегменты спинного мозга друг с другом, и восходящие пути, которые осуществляют связь между всеми рецепторными приборами периферии, с одной стороны, и высшими надстройками внутри нашей центральной нервной системы — с другой, во-первых, с таламической областью, как одним из важнейших очагов, обобщающих или интегрирующих деятельность центральной нервной системы, во-вторых, через средний и межуточный мозг с большими полушариями мозга и с мозжечком. Почти от всех афферентных систем мы можем проследить пути к таламусу и, кроме того, либо к большим полушариям, либо к мозжечку, либо к тому и другому. Проприоцептивные волокна направляются и к мозжечку, и к большим полушариям.

В дальнейшем анализе мы должны будем разобрать, какие координационные отношения могут быть осуществлены за счет низшего аппарата центральной нервной системы — спинного и продолговатого мозга, каким изменениям эти реакции подвергаются за счет вмешательства промежуточного мозга как первой надстройки и какие усложнения получаются за счет больших полушарий и мозжечка. После этого анализа фактических данных мы сможем перейти к выяснению вопроса о том, какими путями возникла и благодаря какому механизму осуществляется та координация, которая имеет место в тех или иных отделах центральной нервной системы.

ЛЕКЦИЯ ТРЕТЬЯ

ИРРАДИАЦИЯ И ТОРМОЖЕНИЕ

1. Корковое представительство афферентных систем. Роль коры и зрительных чертогов в возникновении болевых ощущений. — *2.* Корковое представительство интероцептивных волокон. — *3.* Взаимодействие афферентных систем. — *4.* Переключение афферентных путей на эфферентные на различных уровнях центральной нервной системы. — *5.* Спинной мозг как рефлекторный и координационный центр. Особенности спинальной координации. Смена сегментарных «дерматов» рефлексогенными зонами. — *6.* Основа координации — интрацентральная борьба возбуждения и торможения. — *7.* Пфлюгеровский «закон иррадиации» и его критика. Значение иррадиации. Различные пути иррадиации. — *8.* Основные моменты учения об интрацентральном торможении. Сеченовское торможение и первоначальное учение о тормозящих

центрах. — *9.* Данные Гольца о взаимодействии раздражений. — *10.* Данные Бубнова и Гейденгайна о кортикальном торможении. — *11.* Учение Шеррингтона о реципрокной иннервации антагонистических мышц. — *12.* Введенский и учение о единстве возбуждения и торможения. Взаимодействие возбуждения и торможения как основа учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. — *13.* Учение об условных рефлексах — ключ для понимания функциональной эволюции центральной нервной системы. — *14.* Мои представления о механизме возникновения спинномозговых координаций. Данные Кунстман и Орбели о последствиях деафферентации конечностей. — 15. Наблюдение Альфельда и Минковского над недоношенными плодами.

1. Прошлый раз мы остановились на рассмотрении тех центростремительных путей, которые вступают в сегментарную часть центральной нервной системы и составляют исходный путь для осуществления сегментарного рефлекса. Мы выяснили с вами, что эти пути, с одной стороны, вступают в связь на уровне каждого сегмента с соответствующим моторным прибором, с другой стороны, дают длинные коллатерали, посредством которых увязываются, во-первых, со всеми другими частями сегментарного аппарата и, во-вторых, с теми отделами высших частей центральной нервной системы, которые являются надстройками, интегрирующими весь сегментарный аппарат в единое целое. Конечным пунктом, в котором заканчиваются центростремительные пути, мы должны считать кору больших полушарий. Как я уже упоминал в прошлой лекции, в настоящее время можно с уверенностью сказать, что почти все центростремительные пути заканчиваются в коре больших полушарий и каждая воспринимающая точка периферии нашего тела имеет свое представительство в коре головного мозга. Сомнение возникает относительно двух систем центростремительных волокон. Во-первых, относительно болевой чувствительности не ясно, представлена ли эта болевая чувствительность в коре больших полушарий, или конечным пунктом нужно считать thalamus opticus. Сейчас довольно большая группа лиц, компетентных в этом вопросе, именно больших, серьезных невропатологов, стоит на той точке зрения, что болевая чувствительность имеет конечное представительство в области thalamus opticus, что субъективное переживание боли связано с деятельностью таламической области. Это представление стараются связать с теми даными относительно особенностей болевой чувствительности, о которых я говорил прошлый раз. Я подчеркивал, что болевая чувствительность, освободившись от других форм кожной чувствительности (от тактильной и от тонкой температурной), оказывается резко повышенной. Такое же состояние резкого повышения болевой чувствительности обнаруживают в некоторых случаях поражения коры больших полушарий. Если наблюдать за объективным поведением людей или животных, у которых корковая область оказывается выключенной или поврежденной, то обнаруживается более резкая и более разлитая реакция на ноцицептивные импульсы, чем у нормального человека или животного. На основании этого делают предположение, что протопатическая чувствительность, включающая болевую чувствительность, имеет высшее представительство в таламической области, а наличие коры с представительством в ней всех других видов чувствительности ведет к тому, что thalamus opticus оказывается заторможенным, и в связи с этим ограниченной, ослабленной является субъективная болезненность. Второе основание заключается в том, что заболевания, локализирующиеся в таламической области, обычно связаны с упорными, сильными, подчас нестерпимыми болями.

Дальше обращено внимание на то обстоятельство, что хирургические операции над корой мозга, производящиеся на человеке иногда в условиях полной свободы от наркоза, проходят безболезненно. Надо сказать,

что в настоящее время при многих хирургических операциях над корой головного мозга применяют только местную анестезию для поверхностных тканей, для покровов, костей и добираются до мозговых оболочек, производя последовательно послойное, местное анестезирование. Если даже применяют общий наркоз, то только на тот период времени, пока вскрывают черепную крышку. Затем наркоз снимают, и дальнейшая операция происходит при полном сознании пациента и с возможностью беседы между хирургом и пациентом. Я при такой операции присутствовал в Бостоне у проф. Кушинга. Хирург беседовал с пациентом, осведомлялся, как он себя чувствует, и в это же время вскрывал боковой желудочек, выволакивал опухоль под непосредственным контролем сознания пациента. При этом обнаруживается, что болевая чувствительность дает себя знать только до тех пор, пока вы оперируете на покровных слоях: на коже, подкожной клетчатке, надкостнице, кости. Эти органы дают ощущение боли. На них нельзя оперировать без хорошей анестезии или без глубокого наркоза. Твердая мозговая оболочка, по-видимому, обладает большой болезненностью, по крайней мере в некоторых частях. Но и тут идут споры, сама ли твердая оболочка болезненна или натяжение мозговой оболочки вызывает боль, потому что производит смещение ее по отношению к надкостнице, и т. д. Когда вы добираетесь до мозгового вещества, то оказывается, что его можно резать или жечь электрокаутером, без того чтобы это сопровождалось субъективными ощущениями.

Исключение составляет, конечно, область задней центральной извилины, в результате раздражения которой вы можете получить определенные субъективные показания со стороны больного. Обращено внимание на то, что при этом возникают различные субъективные ощущения: прикосновения, ползания мурашек или онемения в различных частях тела; но обычно пациенты не жалуются на боль. Из этого заключили, что, вероятно, болевая чувствительность там не представлена.

Для вас ясно, что если вы в этот вопрос хотите вдуматься, то тут надо различать две стороны дела. С одной стороны, речь может идти о том, что данный орган, в нашем случае головной мозг, имеет чувствительные окончания, воспринимает определенные виды раздражения и передает импульсы чувствительным клеткам, в результате чего возникла бы болевая чувствительность у головного мозга, как у кожи или других органов. Тогда эти волокна должны пройти из коры через периферические ветки черепных нервов и обратно в толщу центральной нервной системы и добраться до тех конечных точек, которые являются высшими представителями болевой чувствительности. С другой стороны, речь может идти о том, что эта извилина заключает в себе корковое представительство болевой чувствительности, которое может быть непосредственно приведено в возбуждение каким-нибудь общим раздражителем, как это имеет место в других случаях раздражения центральной нервной системы.

Мы знаем, что целый ряд участков центральной нервной системы можно привести в возбужденное состояние при помощи общих раздражителей. В этом отношении наилучшие результаты дает электрическое раздражение. Последние данные, полученные в этом направлении, свидетельствуют о том, что если раздражать кору мозга прерывистым индукционным током (но только правильно подобранным индукционным током), то можно с различных отделов больших полушарий получать соответствующие показания, которые совпадают с клиническими и экспериментальными данными, свидетельствующими о том, что в данной

области нужно признать представительство той или иной чувствительности.

В этом отношении очень интересно, что раздражение задней центральной извилины обычно не сопровождается болевыми ощущениями. Большинство авторов утверждает, что там представлены тактильная и температурная чувствительности, а про болевые ощущения обычно не говорят. Однако есть исследования одного автора, который утверждает, что при раздражении током во время хирургической операции пациент получал ощущение боли, точно локализованное. Эта болевая чувствительность раскладывалась по задней центральной извилине так, как по передней центральной извилине раскладывается представительство моторного аппарата. Именно, при раздражении наиболее высоких отделов задней центральной извилины пациент локализовал боль в нижних конечностях, при раздражении наиболее нижнего конца задней центральной извилины он получал болевые ощущения в области головы.

Следовательно, мы тут имеем полный параллелизм между передней и задней центральными извилинами в смысле представительства моторных и чувствительных элементов различных областей тела, причем в задней центральной извилине мы должны признать локализацию тактильной, температурной и, очевидно, болевой чувствительностей. Тут чрезвычайно важно то обстоятельство, что почему-то при раздражении задней центральной извилины не все пациенты указывают на болевые ощущения, но все указывают на ощущения температурные и тактильные со всеми их модификациями. Только некоторые пациенты говорят, что им при этом больно.

При оценке этого вопроса можно, конечно, делать различные выводы. Один наиболее простой вывод, казалось бы, такой: раз никто не говорит, что больно, значит эта область не имеет отношения к болевой чувствительности. Но можно сделать и другой вывод. Мы хорошо знаем, что в случае непосредственного раздражения рецепторов на периферии, где они несомненно существуют, мы убеждаемся в том, что освобожденные от тактильной чувствительности болевые аппараты дают резкое ощущение боли с сильной ответной реакцией, а при наличии рядом воспринимающих тактильные раздражения элементов чувство боли оказывается резко заторможенным. Если вы раздражаете непосредственно ту область мозга, где собраны высшие представители чувствительности, то тут вы можете наткнуться на то же явление: раздельное раздражение болевых элементов дало бы яркую картину боли, но сопутствующее раздражение тактильных и других элементов ведет к умерению болевой чувствительности. Ведь мы тут как раз имеем такую картину. Рецепторы, которые находятся на периферии тела, тесно перемешаны друг с другом в виде мозаики на поверхности кожи, идущие же от них афферентные волокна укладываются в определенные пути и на различных участках периферической нервной системы переплетаются и раскладываются в новые дорожки. Я обращал ваше внимание на то, что в периферических нервах эпикритические волокна являются точно сконцентрированными, а протопатические широко раскиданы по нескольким кожным ветвям. В задних корешках, наоборот, протопатические уложены в один корешок, а эпикритические захватывают три соседних. В спинном мозгу они раскладываются так, что одни проходят по задним, а другие — по боковым столбам. Достигнув высшего органа — коры мозга, они оказываются снова собранными вместе в одной извилине, где перципирующие элементы в виде мозаики перемешаны друг с другом. Таким образом, можно этот часто наблюдаемый эффект отсутствия ощущения боли приписать резуль-

тату опять-таки того же угнетающего влияния тактильных аппаратов, которое мы так хорошо знаем на основании данных Хэда. Необходимо, конечно, считаться и с тем, что такой общий раздражитель, как прерывистый индукционный ток, может оказаться далеко не одинаково благоприятным по своей величине, по крутизне фаз и по периоду для раздражения различных по природе нервных элементов.

Я на этом вопросе остановился так подробно потому, что для врачей — невропатологов, хирургов, психиатров — этот вопрос имеет первостепенное практическое значение.

Какое значение имеет он для нас, теоретиков? А такое, что нам придется по-разному строить учение об особенностях физиологических аппаратов, которые связаны с различными видами чувствительности, в зависимости от того, как разрешится этот вопрос: придем ли мы к заключению, что болевая чувствительность, как примитивная, филогенетически древняя форма чувствительности, заканчивается в таламической области, а высший отдел центральной нервной системы — кора мозга — связан лишь с филогенетически более поздними видами чувствительности или нам придется сказать, что и эта древняя форма находит себе представительство в высших отделах. Разрешение этого вопроса является в высшей степени важным. Но решать этот вопрос придется не нам, физиологам нервной системы. Он гораздо лучше решится практическими врачами в клинике, потому что мы не имеем возможности экспериментировать над человеческим мозгом. Хирург-невропатолог обязан по своей специальности экспериментировать, потому что он обязан лечить, он должен помогать, он должен ножом влезать в человеческий мозг, а может он это делать только при правильном контроле каждого своего шага. Он становится экспериментатором над центральной нервной системой, и каждая его операция превращается в опыт, который мы в состоянии производить только на низших представителях животного царства.

2. Вторая система, относительно которой возникает сомнение, имеет ли она представительство в коре головного мозга, это система афферентных волокон, идущих не от разобранных выше «экстероцепторов» и не от мышечной ткани, не от двигательного аппарата, а от всех остальных тканей и органов. Мы в настоящее время совершенно уверены, совершенно твердо знаем, что наш двигательный аппарат посылает громадное количество афферентных волокон в центральную нервную систему вплоть до коры мозга и малейшее изменение в напряжении или длине мышц, в натяжении связок сообщается центральной нервной системе путем специальных проводников, проприоцептивных волокон.

Имеются ли соответствующие сигналы со стороны внутренних органов, желез, сердца и т. д.? В некоторых случаях следует несомненно признать наличие таких проводящих путей. Мы такие проприоцептивные аппараты находим в сосудистой системе. Со времени работы Людвига и Циона мы знаем, что аорта снабжена специальными рецепторами, посылает массу центростремительных волокон, которые возбуждаются при изменениях давления в аорте. В зависимости от этого могут наступать определенные вазомоторные рефлексы, депрессорные или прессорные, которые ведут к выравниванию, к возвращению кровяного давления к нормальному уровню. По характеру адекватного раздражения (колебание давления) эти рецепторы и волокна называют теперь прессоцептивными.

В последние десятилетия, как вы знаете, открыты такие же прессоцептивные аппараты в области разделения a. carotis communis на externa и interna. Эта область получила название sinus caroticus. Здесь имеются

сложные рецепторные приборы, отсюда идут специальные нервные пути (так называемый синусный нерв — ветвь n. glosso-pharyngei, иногда усиленная веточкой n. vagi), сигнализирующие высоту давления в этой сосудистой области и являющиеся источниками определенных вазомоторных рефлексов. Наконец, в последнее время скопление подобного рода рецепторов обнаружено в мозговых сосудах в области деления arteria meningea media. Существование специальных афферентных путей от прочих отделов сосудистой системы находится пока под сомнением.

Возьмем пищеварительный аппарат. На всем протяжении пищеварительного аппарата раскидана масса рецепторных приборов, от которых центростремительные проводники идут в центральную нервную систему и обусловливают рефлекторную регуляцию работы пищеварительного канала. И тут мы находим специфические рецепторы, которые раздражаются жиром, различными жирными кислотами и всякими другими раздражителями. Такие рефлексы несомненно существуют. Но возникает вопрос, достигают ли эти проводники коры головного мозга и сопровождается ли их раздражение какими-нибудь субъективными показаниями.

Далее — промежуточная соединительная ткань и всякие другие элементы, которые заложены в нашем теле и подвергаются раздражениям. Обладают ли они все каким-нибудь специальным видом чувствительности? На этот вопрос пока приходится отвечать довольно неопределенно. Можно думать по аналогии с другими органами, например с верхними отделами пищеварительного канала, что эти отделы нашего тела посылают свои волокна в головной мозг, а может быть, имеют и корковое представительство. При известных условиях мы получаем болевые ощущения со стороны внутренних органов, но они протекают своеобразно, иначе, чем болевые ощущения, вызванные раздражением поверхностных частей тела. Кроме того, мы знаем субъективные состояния неопределенного характера, которые мы относим к тем или иным частям нашего тела, например к брюшной полости, грудной полости, к области печени, легких. Это чувство неясного томления, тяжести, давления и т. д. Все эти ощущения носят неясный, расплывчатый характер, не поддающийся точной характеристике и отличный от показаний высших органов чувств, которые мы чрезвычайно точно дифференцируем и умеем точно характеризовать. Возможно, что это есть показания, исходящие из «интероцептивной» системы — чувствительной системы наших внутренних органов и внутренних частей нашего тела. Но сказать это с уверенностью не представляется возможным.

3. Отчего же такая неясность и неопределенность показаний? Может быть, оттого, что эти аппараты недостаточно хорошо развиты, а может быть, оттого, что конкурирующая роль внешних органов чувств ведет к подавлению, к торможению показаний, идущих от внутренних органов. Если мы наталкиваемся на явления подавления и угнетения болевой чувствительности под влиянием тактильной, то можно себе представить, что эта же тактильная чувствительность поверхностных слоев тела да еще показания зрительного и слухового аппаратов тормозят показания, которые идут от внутренних органов. Мы избавляемся от непосредственного постоянного влияния нашей сомы, нашего тела, и наше сознание остается целиком под влиянием раздражителей из внешней среды, на которые мы реагируем с большей точностью. Тут можно составить себе ряд представлений, определенного выбора из которых пока еще нельзя сделать. Все это я рассказываю для того, чтобы сразу охарактеризовать всю афферентную массу волокон, которые мы имеем в нашем организме, которыми наш организм располагает и которыми управляется в конце

концов вся рефлекторная деятельность нашего организма. Я нарочно сразу же захватил вопросы, объективно и субъективно разрешаемые, вопрос о спинальных связях и о связях в высших центральных отделах нервной системы, для того чтобы была ясна общая схема.

4. Из изложенного видно, что мы для всех этих разнообразных афферентных волокон должны себе представить переключение на моторные нервные элементы и на эфферентные волокна на различных этапах, на различных уровнях центральной нервой системы, с целым рядом особенностей в отдельных реакциях каждого уровня. Прежде всего в сегментарном аппарате, в спинном и продолговатом мозгу можно себе представить двоякое смыкание — сегментарное и интегрированное, ведущее к определенного рода координированной деятельности. Затем второе, более высокое переключение от тех же афферентных путей на моторную систему в промежуточном мозгу. Наконец, третий уровень переключения — в коре большого мозга. Вероятно, ниже, в полосатом теле, нужно допустить еще одну зону.

Мы видим, следовательно, что каждая афферентная система может передать импульс на моторную систему через 3 или 4 уровня центральной нервной системы. Мы должны представлять себе дело так, что посредством ряда все более и более высоких надстроек усложняется и видоизменяется одна и та же рефлекторная деятельность.

Нам нужно разобраться в этой конструкции центральной нервной системы и выяснить, какие происходят усложнения и изменения в результате включения всех последовательно появляющихся надстроек.

5. По примитивному представлению о нервной системе, которое мы находим в некоторых старых руководствах (надо сказать, что эти руководства были частью написаны людьми, не занимавшимися специально центральной нервной системой), считалось, что есть органы рефлекторной деятельности — спинной и продолговатый мозг, а промежуточный мозг и мозжечок — это органы координации. Таким образом, расчленяли эти две функции — осуществление рефлекса и координирование рефлекса. Для вас должно быть ясно, что это совершенно неправильное представление, не имеющее под собою никакой почвы. Самый факт рефлекса есть уже определенная координация. Если у вас в ответ на какое-то раздражение через посредство центральной нервной системы выступил тот или иной двигательный акт, то в этом мы усматриваем определенную координацию. Понятия рефлекса без координации мы себе не представляем.

Мало того, если вы возьмете простейший случай рефлекса, например рефлекс изолированного сегмента спинного мозга, который связан с соответствующим метамером кожи и соответствующим метамером мускулатуры, то оказывается, что в этой элементарной реакции вы находите уже сложную координацию. При каждом раздражении отдельного пункта кожи в одном метамере вы в мускулатуре того же метамера получите не общую суммарную, а какую-то расчлененную деятельность: будут сокращаться либо флексоры, либо экстензоры, либо аддукторы, либо абдукторы, в зависимости от того, какое раздражение и на какой участок метамера вы нанесли. Нет каких-то отдельных центров координации, — координация есть основная функция всякого отдела центральной системы. Каждая часть центральной нервной системы осуществляет передачу возбуждения вместе с той или иной формой и степенью координирования.

Еще более отчетливо эта координированность движений выступает в том случае, если вы берете сегментарный аппарат в целом, т. е. спинной и продолговатый мозг, например у спинной или бульбарной лягушки.

Спинной мозг выполняет чрезвычайно серьезные координационные задачи. В этом имели возможность убедиться уже давно. Все знают о работах Пфлюгера, который в 50—60-х годах прошлого столетия вел наблюдения над спинальной лягушкой. Накладывая кусочки фильтровальной бумаги, смоченной серной кислотой, на различные отделы кожи, он обнаруживал чрезвычайно точные ответные реакции. В ответ на каждое раздражение кожи получался тот или иной двигательный эффект. При этом оказывалось, что эффекты различны в зависимости от того, какой именно пункт кожи он раздражал. Эти данные Пфлюгера воспроизводятся очень легко и служат излюбленным предметом демонстрационных и практических занятий.

Для нас интересно сейчас, что каждому раздражителю соответствует какой-то специальный эффект. Если вы присмотритесь к этой координации, вы увидите, что она совершенно или почти совершенно не наводит на мысль о сегментарности прибора: несмотря на то, что при рассечении спинного мозга на отдельные сегменты вы внутри каждого сегмента получаете сегментарную реакцию, — когда берете его в целом, вы видите рефлекторную координированную деятельность, в которой с трудом обнаруживаете намеки на сегментарность. Сегментарность оказывается затушеванной. Вы видите, что, конечно, существует какое-то превалирующее участие раздражаемых метамеров, что иногда мускулатура раздражаемых метамеров как будто принимает более активное участие и раньше вступает в деятельность, чем мускулатура остальных сегментов. Но во всяком случае, анализируя двигательные акты, вы видите, что при каждом раздражении координация складывается таким образом, что вовлечены все сегменты спинного мозга и все метамеры тела в различных комбинациях. Значит, мы имеем дело с возникновением координационных отношений, которые объединяют всю систему сегментарных деятельностей в нечто новое, единое и целое и раскладывают деятельность отдельных частей по какому-то специальному принципу в зависимости от того, какое нанесено раздражение.

Важно еще то, что, применяя одно и то же раздражение последовательно к различным участкам кожи, вы обнаруживаете определенные области, которые дают одно и то же рефлекторное движение, причем эти так называемые рефлексогенные зоны отдельных рефлексов вовсе не носят сегментарного характера. Вместо того чтобы получать определенную картину деятельности с каждого сегментарного пояса, вы получаете картину одного и того же рефлекса с какого-нибудь участка кожи, охватывающего части нескольких сегментов, другие части которых входят в другие рефлексогенные зоны.

Мы должны себе представить дело так, что, кроме интегрирования сегментарного аппарата в единое целое, в единый спинной мозг, управляющий всем организмом, в нем происходит еще какая-то смена первоначальных отношений. Первоначальные сегментарные пояса чувствительности, так называемые «дерматомы», стушевываются и замещаются новыми «рефлексогенными зонами». Эти рефлексогенные зоны представляют, очевидно, результат более поздней выработки.

6. Нужно разобраться, на чем основана эта координация, которая проявляется в таких сложных формах. Мы знаем, что рефлексогенная зона и работающие мышцы участвуют во всяком процессе, так что признаки сегментарности отпадают, а каждой новой рефлексогенной зоне соответствует новая группировка мышц. Бросается в глаза то обстоятельство, что каждая деятельность протекает согласованно. Большая масса мышц вступает в каждое движение в определенной группировке, так что не

получается ни отдельного действия единичных мышц, ни механической борьбы мышц между собой. Всякий, кто наблюдает координированные движения животного, даже спинального, может убедиться в том, что эти движения происходят слаженно, гладко, хорошо и не носят картины механического сопротивления, механической борьбы мышц друг с другом. Как оказывается, вместо механической борьбы мышц мы имеем борьбу возбуждения и торможения внутри центральной нервной системы. Окончательный результат этой борьбы сказывается определенным двигательным эффектом мускулатуры, получающей по двигательным нервам импульсы, определившиеся внутри центральной нервной системы как результат столкновения возбуждения и торможения.

7. При оценке этих координационных отношений нужно обратить внимание еще на одно обстоятельство, которое в прежнее время формулировалось как «закон иррадиации». Понятно, что если мы имеем дело с вовлечением всего сегментарного аппарата, то мы должны допустить распространение возбуждения с одного метамера тела на все сегменты. Для этого имеются длинные проводники, которые проходят вдоль спинномозговой оси и дают коллатерали в любой сегмент. Но, кроме того, можно говорить и о распространении возбуждения внутри серого вещества центральной нервной системы, хотя большинство авторов такую возможность отрицает. Когда мы оцениваем эту иррадиацию, нам нужно выяснить, какими путями она происходит. Это одна из задач физиологии центральной нервной системы. Факт тот, что всякий раз, когда мы раздражаем какую-нибудь точку кожи, мы можем наблюдать вовлечение все больших и больших участков тела в деятельность.

Пфлюгер, который занимался этим делом, обнаружил на спинальном препарате лягушки определенную последовательность распространения возбуждения с одних участков тела на другие. Он обнаружил, что если ущипнуть или раздражать кислотой одну заднюю конечность, то в первую очередь наступает рефлекторное отдергивание этой же конечности. Если воспрепятствовать отдергиванию этой задней конечности, то может быть вовлечена другая задняя. Позже вовлекается одноименная передняя конечность и затем только перекрестная передняя конечность. Пфлюгер принял эту последовательность за общий порядок распространения возбуждения по центральной нервной системе и формулировал как «закон иррадиации». Впоследствии обнаружилась методологическая ошибка. Этот частный случай рефлекторной деятельности приняли за общее правило и решили, что возбуждение всегда должно распространяться таким образом, что сначала вступает в дело раздражаемая конечность, затем противоположная конечность того же пояса, затем обязательно одноименная конечность другого пояса и только после этого перекрестная другого пояса. Если вы будете раздражать переднюю, то раздражение должно идти так: сначала одна, именно раздражаемая передняя, потом другая передняя, потом одноименная задняя и затем перекрестная задняя. Однако оказалось, что это неверно. Большое число экспериментальных наблюдений на разных видах животных показало, что для каждого раздражения кожи, для каждого вида и для каждой ответной реакции существуют различные пути иррадиации. Если вы раздражаете у кошки область уха, то в первую очередь приходит в движение голова, а за ней одноименная задняя конечность — животное начинает чесать это ухо. Шеррингтон установил для каждого случая отдельные пути распространения (рис. 6).

Бросается в глаза, что это распространение возбуждения протекает неравномерно по центральной нервной системе, как будто есть избранные дороги, по которым возбуждение переходит с одного метамера на другой

и с одной половины на другую, соответственно характеру наносимого раздражения. К тому, в сущности, и сводится координационный акт, что определенные волокна приносят возбуждение к спинному мозгу, а потом какими-то специальными дорогами это возбуждение распространяется на некоторые двигательные клетки, которые вовлекают только некоторые двигательные приборы.

Примитивное представление о координационном акте должно было бы заключаться в том, что, может быть, существуют специальные пути от каждого афферентного нерва к каждой группе мышц, раз навсегда данные анатомически отдельные проводники, которые образуют готовую сеть связующих аппаратов и таким образом определяют раз навсегда координационные отношения. Конечно, совершенно ясно, что такое представление абсолютно неприемлемо. Оно совершенно топорно. Нужно было бы представить себе невероятно большое количество этих связующих приборов внутри спинного мозга, чтобы для каждого отдельного рефлекса обеспечить отдельную систему контактных приборов; центральная нервная система должна была бы иметь такие размеры, что мозг занял бы больше места и имел бы бо́льшую массу, чем все тело. А мы видим, что по размерам своим центральная нервная система занимает в нашем организме скромное место. Очевидно, это неподходящий способ объяснения.

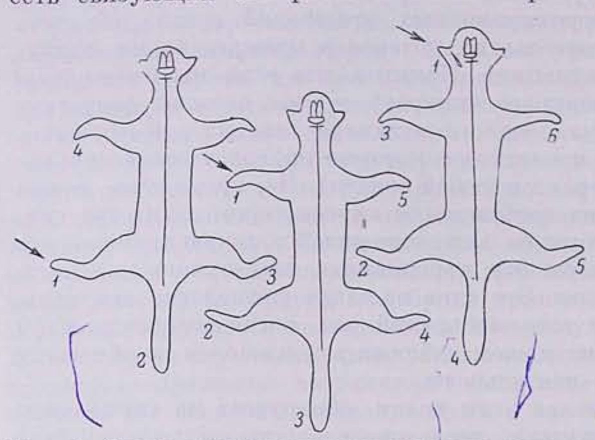


Рис. 6. Схема распространения иррадиирующего возбуждения при раздражении различных участков тела у кошки. (По Шеррингтону. Из Шефера).

Стрелка — место нанесения раздражения; *1—6* — последовательность вовлечения в реакцию различных участков тела.

Кроме того, при этом условии не было бы подвижности, не было бы возможности переключения, изменения координационных отношений, замены одних координационных отношений другими. А мы знаем, что наша центральная нервная система обладает исключительной подвижностью. Мы видим много всяких перестановок, проделываемых при одном и том же рефлекторном акте. При малейшем изменении характера раздражения или состояния самого организма рефлексы могут принимать различные формы и давать различные внешние эффекты. Это показывает, что механизм координации совершенно другой.



В настоящее время мы держимся той точки зрения, что все афферентные пути связаны со всеми эфферентными путями через посредство интрацентральных нервных путей и что вся центральная нервная система представляет собою диффузную массу, которая обеспечивает максимальный переход возбуждения от элментов афферентных к элементам эфферентным. Ответ на возбуждение есть результат определенных функциональных отношений в центральной нервной системе, есть результат борьбы возбуждения и торможения. Эта роль борьбы возбуждения и торможения выявилась очень постепенно, и в настоящее время она является краеугольным камнем всех наших представлений о деятельности центральной нервной системы.

Я напомню основные моменты в развитии учения о внутрицентральных торможениях.

8. Вы знаете, что первым, кто представил данные относительно участия тормозных процессов в мозговой деятельности, был Сеченов. Он основывался на работе братьев Вебер, которые обнаружили торможение сердечной деятельности при раздражении блуждающего нерва. Надо сказать, что когда братья Вебер установили этот факт, они сами вскользь упомянули, что если бы такие явления обнаружились в центральной нервной системе, то можно было бы многое в ее деятельности и в наших психических актах объяснить возникновением торможения. Дальше этой голой фразы у них дело не пошло, а через несколько лет после их работы Сеченов фактически установил, что внутри центральной нервной системы могут быть обнаружены явления торможения. Впоследствии в знаменитых «Рефлексах головного мозга» он сделал попытку представить высшую мозговую деятельность как результат взаимодействия возбуждения и торможения.

Наши представления о тормозном процессе как участнике координационных отношений возникли под влиянием работ Сеченова. В первоначальной форме эти указания Сеченова сводились к следующему. Сеченов измерял, пользуясь выработанным до него Тюрком методом, скорость рефлекторной реакции. Через некоторое время после погружения задних конечностей лягушки в слабый раствор соляной или серной кислоты наступает сгибательный рефлекс, который приводит к вытягиванию лапок из кислоты. При помощи метронома подсчитывается число секунд, которые проходят от момента погружения лапок в кислоту до начала движений. Сеченов при этом наткнулся на тот факт, что лягушка без полушарий, таламическая лягушка, обнаруживает гораздо более устойчивое время рефлекса, чем нормальная. Удаление больших полушарий и сохранение нижележащих отделов центральной нервной системы ведут к тому, что время рефлекса становится стабильным. Исходя из этого ровного фона, Сеченов стал производить раздражение таламической области, накладывая кристалл поваренной соли на передний срез thalami optici. Он обнаружил резкое замедление рефлекса. Из этого факта, постоянно повторявшегося, Сеченов вывел сначала заключение, что зрительные чертоги (thalami optici) заключают в себе тормозные центры для рефлекторной деятельности. Он представил себе дело таким образом, что спинной мозг есть рефлекторный прибор, посредством которого осуществляется сгибательный рефлекс конечностей, а в таламической области имеются центры, которые могут этот рефлекс подавлять.

Этот факт был использован Сеченовым для толкования целого ряда явлений, которые приходится обычно наблюдать, например возможность произвольного торможения спинальных рефлексов. Такие факты были известны и до него. Он знал, что почти каждый спинальный рефлекс мы можем подавить нашей волей.

9. Факт, обнаруженный Сеченовым, конечно, привлек к себе внимание, и очень многие начали проверять эти рефлексы и заниматься вообще вопросом об участии тормозных процессов в нервной деятельности. Очень скоро пришлось отступить от первоначального представления Сеченова. Много данных по вопросу о торможении в центральной нервной системе было представлено немецким исследователем Гольцем, который изучал спинальные рефлексы у нормальных лягушек и лягушек с отрезанными большими полушариями. Гольц показал, что торможение можно обнаружить и путем нанесения каких-нибудь конкурирующих раздражений на другую область тела. Например, вы погружаете задние конечности ля-

гушки в кислоту и в это же время накладываете какой-нибудь жом на переднюю лапу. В этих условиях рефлекс задней конечности может быть заторможен. Дальше, он обнаружил, что если в весеннее время взять пальцами за грудку нормальную лягушку, то может получиться кваканье, а может и не получиться. Если же вы берете лягушку с отрезанными большими полушариями, то стереотипно получается кваканье. Под влиянием больших полушарий этот рефлекс может временами тормозиться. Тот же Гольц показал, что если вы одновременно с захватыванием децеребрированной лягушки за боковые поверхности грудки произведете ущипывание передней или задней лапки, то лягушка перестает квакать.

У весенних лягушек обнаружился еще так называемый обхватывательный рефлекс: самец в весеннее время, в период созревания половых элементов, обхватывает самку. Оказывается, что самку можно подменить пальцем или другим предметом, и если раздражать переднюю поверхность грудки или внутреннюю поверхность лапок, то децеребрированная лягушка обхватывает предмет и очень крепко держит. Она даже может висеть на пальце. Этот обхватывательный рефлекс связан с половым актом и хорошо выражен только в определенное время года. Оказывается, что при очень сильном раздражении других частей тела во многих случаях можно обнаружить торможение этого рефлекса. Лягушка отпускает передние конечности, и самка освобождается. Правда, тот, кто захочет повторить это наблюдение, должен иметь в виду, что не всегда наступает торможение, а иногда, и даже чаще, наступает обратное явление: ущипывание ведет к тому, что рефлекс усиливается. Чем больше вы раздражаете лягушку, тем сильнее она обхватывает самку, но при известных условиях вы получаете торможение этого рефлекса.

Таким образом, был описан ряд примеров, в которых происходит торможение рефлексов. При этом оказалось, что торможение может быть обнаружено и у лягушек, не имеющих таламической области, у которых мозг перерезан сзади от таламуса, у бульбарных или спинальных лягушек. На основании этих фактов Гольц выступил противником признания специальных тормозных центров и представил дело так, что торможение в центральной нервной системе может развиваться в любом отделе как результат совпадения двух раздражителей. Это торможение он представил как процесс, противоположный суммации.

До него было обнаружено, что если вы вместо одного раздражения наносите последовательно два, то они могут суммироваться и давать усиленный эффект. Если вы раздражаете два различных участка, то также может получиться более сильный эффект. Эту группу фактов сначала объединяли как суммацию. Гольц внес поправку, что суммация получается, если два раздражения последовательно друг за другом действуют на один и тот же участок тела, а если они падают одновременно на различные участки тела, то получается не суммация, а вычитание эффектов, т. е. торможение. Он схематически представил дело таким образом, что два раздражения, одновременно падающие на центральную нервную систему, взаимно ослабляются. С течением времени оказалось, что это толкование неправильно: тот же обхватывательный рефлекс лягушки показал, что мы можем получить или усиление, или торможение рефлекса. Все зависит от того, какие раздражения, при каких обстоятельствах и как были нанесены.

В настоящее время принята следующая терминология. Суммацией мы обозначаем только те случаи, когда раздражитель, повторно действующий на одну и ту же афферентную группу волокон, приводит к усилению эффектов или к обнаружению невидимого при однократном раздражении

эффекта. Когда речь идет о раздражении различных рецептивных полей и в результате этого получается увеличение или усиление рефлекса, применяют, по предложению Экснера, термин Bahnung.

Сам Сеченов, работая дальше над своими фактами, тоже пришел к заключению, что для допущения специальных тормозных центров в таламической области нет достаточных оснований и что торможение есть явление, которое может обнаруживаться во всех отделах центральной нервной системы, при самых разнообразных условиях. Таким образом, он отказался от признания особых тормозных центров.

10. Существенно важным моментом в учении о торможении в центральной нервной системе явились данные Гейденгайна и работавшего в его лаборатории русского автора Бубнова. Разрабатывая, вслед за Фритчем и Хитцигом, вопрос об электрическом раздражении коры, Бубнов и Гейденгайн наткнулись на важный факт, что при определенных условиях то же электрическое раздражение, которое вызывало двигательные эффекты, оказывалось способным тормозить двигательные акты. Если вы раздражаете кору при условии покоя, вы получаете движение. Если нанести раздражение коре во время двигательного акта, например рефлекторного, то можно вместо возбуждения получить торможение.

Этот факт важен тем, что он показывает закономерность возникновения явлений возбуждения и торможения в нервной деятельности. Во-вторых, он свидетельствует, что одно и то же электрическое раздражение дает различные эффекты. Очевидно, возбуждение и торможение, как будто ничего общего между собою не имеющие, находятся в определенной функциональной зависимости и возникают под влиянием одних и тех же причин, одних и тех же агентов, например электрического раздражения коры. Затем он показывает, что эффект раздражения — возбуждение или торможение — зависит в значительной степени от того, при каких условиях действует данный раздражитель. Само состояние коры определяет в значительной степени эффект раздражения. Это в высшей степени важное обстоятельство.

11. Дальнейшим этапом в развитии учения о торможении явились данные, с одной стороны, представленные Шеррингтоном, а с другой — Введенским. Шеррингтон, работая над разъяснением механизма координации рефлексов, пришел к заключению, что торможение представляет собою не только часто встречающийся процесс, но что это есть процесс, обязательно участвующий в каждом акте центральной нервной системы. Ни одна координированная деятельность не обходится без участия тормозных процессов.

Шеррингтона привели к такому заключению следующие факты. Он работал сначала над корой головного мозга и раздражал те участки коры, которые управляют движениями глазных яблок. Вы знаете, что мы в работе глазных мышц обнаруживаем ту согласованность, в результате которой могут получаться так называемые «сочетанные движения» глаз, движения конвергенции, дивергенции, поворот вправо или влево и т. д., в зависимости от того, устанавливаем ли мы наше зрение на далекий предмет или на близкий, на объекты, расположенные слева или справа. Оказывается, что эти движения глаз можно вызвать путем раздражения определенных корковых частей мозга. Как известно, поворот глазного яблока наружу у нормального организма осуществляется за счет сокращения наружной прямой мышцы, получающей иннервацию через шестую пару черепных нервов — n. abducens.

Шеррингтон между прочим наткнулся на тот факт, что некоторый поворот глазного яблока кнаружи может осуществляться даже при усло-

вии, если n. abducens перерезан. Это явление Шеррингтон объяснил тем, что вся глазная мускулатура, все шесть внешних мышц глазного яблока являются постоянно тонизированными; они получают со стороны центральной нервной системы постоянные тонизирующие импульсы и находятся в определенном состоянии сокращения. Если мы перерезаем n. abducens, парализуем наружную прямую мышцу глаза, то вследствие тонуса внутренней прямой мышцы глазное яблоко оказывается повернутым в сторону носа. Когда возбуждается та часть коры головного мозга, которая должна была дать возбуждение n. abducens и поворот глаза наружу, наступает торможение тонуса внутренней прямой мышцы и глазное яблоко принимает срединное положение.

Шеррингтон пришел к заключению, что при раздражении корковых центров мы наталкиваемся на явление реципрокной иннервации антагонистических мышц, что центры, управляющие антагонистическими мышцами, находятся в определенных взаимоотношениях: возбуждение центра наружной прямой мышцы тормозит внутреннюю прямую мышцу.

Этот факт был тщательно разработан Шеррингтоном, и та же точка зрения была перенесена на остальную мускулатуру тела и на остальные случаи деятельности, в частности на сгибательные и разгибательные рефлексы конечностей. Шеррингтон стал систематически изучать деятельность отдельных мышц при нанесении тех или иных раздражений на чувствительные нервы. Зная конечную картину рефлекса, который соответствует данному роду раздражения, Шеррингтон анализировал, как осуществляется каждое рефлекторное движение, например рефлекс сгибания задней конечности, рефлекс разгибания задней конечности, рефлекс чесания, рефлекс отталкивания от почвы при ходьбе и т. д. Шеррингтон исследовал целый ряд рефлекторных актов таким образом, что регистрировал деятельность каждой отдельной мышцы, участвующей в этом рефлекторном акте, и смотрел, какая из мышц сокращается, какая сокращается в меньшей мере, какая вовсе не сокращается и т. д. Он пришел к заключению, что в любом рефлектором акте одновременно участвует процесс возбуждения и процесс торможения. Если антагонистические мышцы не борются друг с другом, то это происходит в силу того, что возбуждение флексора связано с торможением экстензорного центра, а возбуждение экстензора связано с торможением флексорного центра. Все время в антагонистических мышцах обнаруживается эта взаимная иннервация, взаимное влияние центров, взаимное их торможение (рис. 7). Таким образом, Шеррингтон систематизировал те данные о торможении, которые до него носили расплывчатый характер, и представил тормозной процесс неотъемлемым участником всякого нервного акта.

12. Введенский, ученик и последователь Сеченова, создал в Ленинградском университете большую физиологическую школу, которая всецело посвятила себя изучению роли тормозных процессов в нервной деятельности. Первые работы протекали в том же направлении, как у самого Сеченова. Просто улавливались определенные случаи, когда торможение сказывается. Потом внимание Введенского направилось в другую сторону. Он старался разгадать интимные взаимотношения между возбуждением и торможением. Он подходил к разрешению вопроса о торможении и возбуждении с точки зрения того, как и почему различные агенты вызывают в нервной ткани то явления возбуждения, то явления торможения. В то время как Шеррингтон смотрел, как осуществляется каждый координационный акт при участии торможения и возбуждения, Введенский хотел разгадать сущность возбуждения и торможения.

Интересно, что и Шеррингтон, и Введенский, и начавший позже работать в этом направлении И. П. Павлов приходят к заключению, что возбуждение и торможение вызываются одними и теми же агентами, являются обязательными участниками всякого нервного процесса. Все трое работают над одним и тем же вопросом, но с несколько различных точек зрения и различными методами.

Шеррингтон берет готовые координационные отношения и смотрит, как они протекают за счет борьбы возбуждения и торможения. И. П. Павлов вырабатывает новую условную рефлекторную деятельность, создает новые замыкания путей, новые связи раздражителей и эффектов и наблюдает, как благодаря различному вмешательству экспериментатора пластическая масса центральной нервной системы создает новые случаи взаимоотношений между возбуждением и торможением. Введенский, пользуясь кусочком нервного волокна, изучает на этом кусочке столкновение различных моментов и переход возбуждения в торможение.

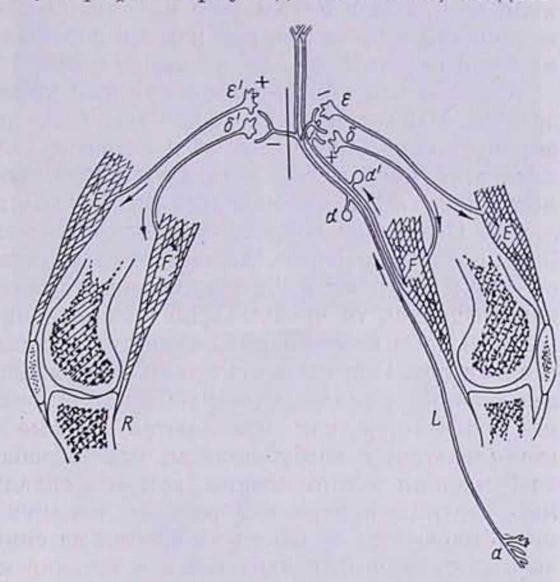


Рис. 7. Схема реципрокной иннервации антагонистических мышц. (По Шеррингтону).

R — правый, L — левый коленные суставы, α — афферентное кожное волокно, α^1 — афферентное проприоцептивное волокно, E — экстензоры, F — флексоры, ε и ε^1 — моторные клетки для экстензоров, δ и δ^1 — моторные клетки для флексоров, (+) — возбуждение, (—) — торможение. *Стрелки* — направление нервного процесса.

Все трое пришли к одному заключению — об обязательном участии торможения в ряде нервных актов. В дальнейшем в деталях между взглядами этих трех крупных участников разработки нервной физиологии возникают известные отличия, известные противоречия, но во всяком случае они в основном сходятся.

13. Теперь перед нами встает такой вопрос: если и в коре головного мозга, и в низших отделах центральной нервной системы всякая координированная деятельность есть определенное столкновение процессов возбуждения и торможения, то как нужно понять возникновение этих взаимоотношений, откуда берутся эти координационные отношения? Пример условных рефлексов для нас является особенно интересным и поучительным. Когда вы берете спинальную координацию, вообще координацию, осуществляющуюся за счет низших отделов центральной нервной системы, вы имеете дело с врожденным координационным актом. Он является раз навсегда фиксированным, передается по наследству, и механизм его возникновения, его происхождения трудно разгадать. Мы имеем дело с чем-то готовым, что можно оценить: это так, а не иначе. Но как это «что-то» создалось, мы не можем решить, мы не имеем для этого достаточно данных.

Учение об условных рефлексах интересно именно тем, что дает нам возможность прослеживать историю возникновения координационных отношений. Конечно, будет чрезвычайно интересно, когда от изучения

условных рефлексов слюнных желез, которые дали колоссальный материал и составили всю базу учения об условных рефлексах, будет совершен переход к изучению двигательных условных рефлексов и притом не только в форме использования какого-нибудь двигательного акта как показателя вместо слюнной железы, что уже и делается, а когда мы перейдем к тому, чтобы условно вырабатывать новые координационные отношения, новые формы движения и прослеживать весь процесс переработки координаций посредством выработки новых условных связей. С моей точки зрения, изучение условных рефлексов является особо важным, как ключ к пониманию механизма возникновения координационных отношений в прошлом, как ключ к пониманию функциональной эволюции нервной системы.

Обычно мы привыкли оценивать условные рефлексы с другой точки зрения. Мы говорим, что они дают возможность изучать и точно анализировать поведение человека и животного. Они дают возможность управлять этим поведением. Они дают возможность изучить высшую нервную деятельность без помощи других научных дисциплин, без помощи психологии. Они дают возможность изучить механику нервной деятельности. Это несомненно верно, но при этом упускают из виду не менее важную сторону: они дают возможность понять, как создавалась нервная система, как создались те чрезвычайно сложные интересные отношения, которые мы называем координацией и над разгадыванием которых бьются десятки и сотни лет. При этом мы имеем возможность следить, как на наших глазах возникает условный рефлекс, как он под влиянием различных условий видоизменяется, как появляются первые случаи торможения, как они сталкиваются с возбуждением, как вырабатываются те или иные очаги возбуждения и торможения, как они складываются в различные мозаичные картины внутри центральной нервной системы; а это дает возможность перенести ту же точку зрения на спинной мозг и на готовые мозговые координации, развившиеся в течение миллионов лет.

Когда вы подойдете с этой точки зрения и попробуете перенести данные учения об условных рефлексах на историю возникновения спинномозговых координаций, то тут открывается возможность разгадать механизм возникновения координаций и привлечь к подтверждению те сами по себе мало понятные факты, которые обнаруживают клиника и эксперимент.

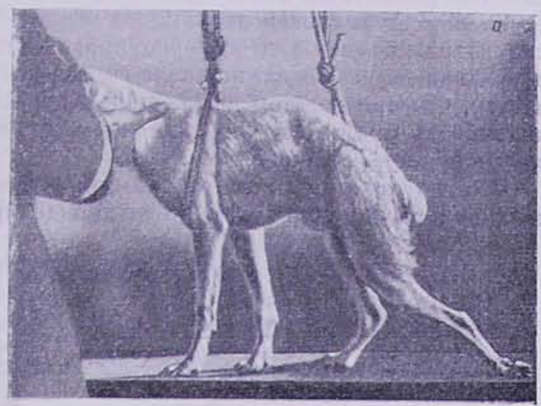
Я только что указал на точку зрения Шеррингтона, подтвержденную всеми, что в спинном мозгу или в отдельных частях спинного мозга мы находим сложнейшие координационные отношения, в частности и реципрокную иннервацию антагонистических мышц, что каждому рефлекторному акту соответствует определенная мозаика очагов возбуждения и торможения внутри спинного мозга, закономерно возникающая при действии определенных раздражителей на определенные рефлексогенные зоны, мозаика, закономерно сменяющаяся новыми и новыми картинами.



14. Как все это понять? Я лично на основании целого ряда фактов пришел к тому представлению, что первоначально все это носило совершенно хаотический характер, по примеру диффузной деятельности, так, как мы это видим у низших представителей животного царства, например у кишечнополостных, где раздражение любой точки тела сопровождается суммарным сокращением всей мускулатуры. Мы должны представлять себе, что таким образом дело шло и у предков человека и высших позвоночных. При любом раздражении возбуждение рассеивалось по всей центральной нервной системе. Потом вырабатывались определенные взаимоотношения, развились тормозные процессы, и в результате этого

большинство путей оказывается закрытым, заторможенным, и только некоторые отделы центральной нервной системы приходят в возбуждение и проявляют свою деятельность.

Но я представляю себе дело еще сложнее. Мало того, что когда-то центральная нервная система наших предков работала как диффузная нервная система. Я считаю, что наша нервная система и сейчас работает как диффузная нервная система. Если мы наносим то или иное раздражение и в ответ на это получаем только ограниченные движения, то это не значит, что в одних очагах есть возбуждение, а в других есть торможение. Несколько лет назад я отчетливо формулировал свое представление таким образом, что всегда возбуждение рассеивается вдоль всей центральной нервной системы, всегда вся центральная нервная система возбуждена. Но наряду с этим вся центральная нервная система и заторможена. Степень возбуждения и торможения в различных отделах неодинакова, и та мозаика, которую мы обнаруживаем, есть мозаика не очагов возбуждения или торможения, а очагов с различным превалированием возбуждения или торможения, имеющихся во всех пунктах. Всюду есть и тот и другой процесс, но количественно преобладает один или другой.



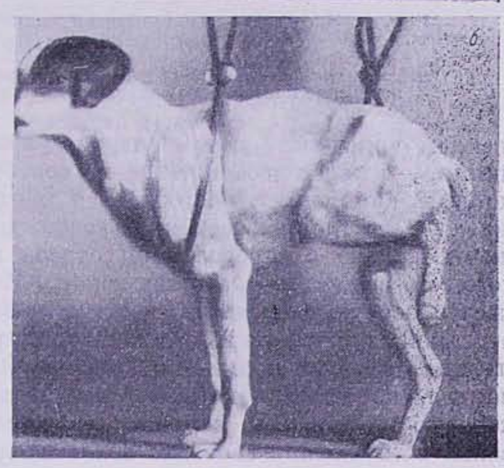


Рис. 8. Характерные положения деафферентированной конечности. (По Кунстман и Орбели).

а — в разогнутом положении (опора на тыльную сторону лапы), *б* — в согнутом положении. Снимки сделаны в один и тот же день с промежутком в 15—30 минут.

Спрашивается, на основании чего я позволяю себе делать такое утверждение? Я сейчас ограничусь изложением только факта, а теоретическое толкование отложу до следующего раза. Работая над центральной нервной системой, я совместно с Кунстман произвел деафферентацию задней конечности, т. е. перерезал все задние корешки, которые связывают рецепторы этой конечности с центральной нервной системой. Для собаки это были 4-й, 5-й, 6-й, 7-й люмбальные и 1-й, 2-й сакральные корешки. (В общем нужно перерезать 6 или 7 задних корешков, чтобы полностью деафферентировать заднюю конечность). При этом получается следующая картина: собака как бы забывает свою конечность то в согнутом, то в разогнутом положении, а в последнем случае опирается тыльной поверхностью (рис. 8); конечность не является парализованной, она, наоборот, очень активна, она движется и прини-

мает участие во всех движениях животного и не только просто принимает участие, но принимает подчас более энергичное участие, чем вся остальная мускулатура. Она производит размашистые движения то в форме сгибания или разгибания, то приведения или отведения. Когда животное ест, оно стоит на трех ногах, а четвертая нога все время производит различные движения. Если животное вздрагивает, например от стука или от ударов в ладоши, то все части тела производят только легкое вздрагивание, а деафферентированная конечность производит большое движение. Когда животное спокойно лежит и дышит, то оказывается, что при каждом дыхательном движении эта деафферентированная конечность принимает участие, на каждый вдох дает большое движение в ту или иную сторону (рис. 9).

Это все можно понять только при условии, если представить себе, что каждое возбуждение, будь то возбуждение центров, управляющих дви-



Рис. 9. Экстензорные движения задней деафферентированной конечности в моменты вдоха. (По Кунстман и Орбели).

Верхняя кривая — движения конечности, *нижняя* — дыхательные движения. Направление кривых снизу вверх соответствует экстензии в колене и вдоху.

жением конечности, или центров, управляющих дыхательными движениями, — каждое возбуждение из соответствующего центра рассеивается по всей спинномозговой оси. Вся центральная нервная система возбуждена, если где-либо возникло возбуждение. Если мы констатируем движение только в определенном отделе мускулатуры, это есть результат того, что все остальное заторможено. В норме оно является заторможенным в первую очередь за счет всей той массы импульсов, которые идут от самой конечности и устанавливают равновесие между афферентными путями. Возбуждение не отсутствует, оно было налицо и всегда есть налицо, но не может проявиться из-за всей совокупности импульсов, которые приходят от наружных слоев тела. Раз этих импульсов нет, то волна возбуждения свободно захватывает лишние двигательные пути.

15. Этот важный факт мы проверили на двух собаках и получили совершенно одинаковые результаты. Особенно интересно то, что этот факт совпадает с указаниями некоторых авторов, которые вели наблюдение над недоношенными младенцами. Оказывается, что недоношенные младенцы дышат с участием всех конечностей (Альфельд). Чем раньше к нам в руки попадает недоношенный плод, тем отчетливее мы видим общую повышенную активность мускулатуры. При каждом дыхании возникает деятельность всего тела и начинают работать все мышцы. Но можно припомнить те случаи, когда у взрослого человека затруднено дыхание. Тут могут быть привлечены на помощь вспомогательные движения мышц. Одно из вспомогательных средств — это пускание в ход конечностей и обеспечение нужного размера вентиляции. Это рассеивание возбуждения легко может осуществляться в силу того, что при каждом дыхательном движении имеют место определенные обобщенные зачатки. Спинномозговые рефлексы у недоношенных плодов также носят значительно более диффузный характер, чем у взрослых животных (Минковский).

Я в данном случае привел этот пример для того, чтобы вам было ясно, что данные эмбриологии, сравнительной физиологии и экспериментальной физиологии все вместе заставляют думать, что координация есть сложный поздний процесс, выросший на почве диффузного, рассеянного процесса возбуждения. Создаются какие-то условия, из-за которых тот самый процесс возбуждения, который, как волна, докатывается до всех точек центральной нервной системы, в одних дает деятельность, а в других нет. Очевидно, возникающий тормозной процесс мешает проявлению этого возбуждения в видимой форме, несмотря на то что возбуждение имеется.

ЛЕКЦИЯ ЧЕТВЕРТАЯ

МЕХАНИЗМ КООРДИНАЦИИ

1. Мозаика очагов с превалирующим возбуждением и превалирующим торможением при осуществлении координированных актов. — *2.* Координация во времени. — *3.* Схема явлений при протекании флексорного рефлекса задней конечности. — *4.* Симультанная и сукцессивная координации. — *5.* Проприоцептивные рефлексы как одна из основ сукцессивной координации. — *6.* Последовательная спинальная индукция. — *7.* Явления индукции при деятельности органов чувств и нервного волокна. — *8.* Рефракторная и экзальтационная фазы в простых возбудимых тканях. — *9.* Роль последовательной индукции в сукцессивной координации. — *10.* Аналогии реципрокной иннервации в органах чувств (симультанный контраст, борьба полей зрения, взаимодействие центра и периферий сетчатки). — *11.* Периэлектротон как аналог реципрокности в нерве. — *12.* Сеченовское торможение и толчок к установлению внутрицентральных торможений. — *13.* Взгляд Циона на сеченовское торможение. — *14.* Трактовка Беритова и Болотова и ее критика. — *15.* Данные Тонких о роли симпатической системы в сеченовском торможении. — *16.* Окончательная формулировка механизма и значения сеченовского торможения.

1. Прошлый раз мы начали рассмотрение вопроса о спинальных координациях. Мы успели разобрать только одну сторону дела, именно вопрос о том, каким образом осуществляется в каждый данный момент согласованная деятельность отдельных мышц, почему сокращающиеся в каждый данный момент мышцы не вступают друг с другом в механическую борьбу, а работают согласованно.

Мы выяснили с вами, что, на основании опытов Шеррингтона, существенным моментом в этой спинальной координации нужно признать так называемую реципрокную иннервацию антагонистических мышц, т. е. то обстоятельство, что возбуждение центров каких-нибудь мышц, например флексоров, всегда бывает сопряжено с торможением центров антагонистических мышц — экстензоров; возбужденное состояние аддукторов связано с торможением абдукторов и т. д. Механическая борьба мышц отсутствует, потому что характер движения определяется борьбой возбуждения и торможения в центрах.

Если мы сопоставим все отдельные моменты деятельности, которые входят в какой-нибудь данный рефлекторый акт, то нам станет ясно, что в момент осуществления какого-либо рефлекса вся центральная нервная система распадается на множество возбужденных и заторможенных очагов, наступает какая-то определенная картина распределения очагов возбуждения и очагов торможения внутри спинного мозга.

Как мы дальше выяснили, есть основание думать, что эти координационные отношения являются результатом выработки, создавшейся в течение многих тысячелетий, причем вначале должна была иметь место диффузная деятельность всей спинномозговой оси, диффузное воз-

буждение всего спинного мозга, а затем на фоне этого диффузного возбуждения возникли отдельные очаги торможения.

Я привел далее ряд рассуждений и данных, на основании которых мы, в сущности, в этих древних врожденных координациях должны допустить наличие и сейчас диффузного процесса возбуждения и только в определенных местах — более или менее выработанный процесс торможения. Таким образом, процессы торможения и возбуждения существуют одновременно, параллельно, но только в отдельных пунктах центральной нервной системы превалирует то один, то другой процесс. Речь идет не о пространственном распределении очагов возбуждения и торможения, а о пространственном распределении очагов с превалированием возбуждения или с превалированием торможения.

2. Для вас ясно, что этим координационные отношения не исчерпываются. Координация не ограничивается тем, что в определенные отрезки времени установлены какие-то взаимоотношения в виде изолированных картин. Все процессы протекают во времени, и, следовательно, деятельность центральной нервной системы, деятельность всего организма протекает во времени. Если мы говорим о том, что происходит в данное мгновение, мы искусственно вычленяем из всей серии явлений нечто, относящееся к определенному отрезку времени. В действительности то, что происходит в данный отрезок времени, является непосредственным продолжением и следствием того, что протекало в предыдущие отрезки времени, и подготавливает собою условия для того, чтобы определенным образом протекали явления в последующие отрезки времени. И действительно, оценивая какой-нибудь двигательный акт как процесс, оценивая его течение во времени, мы видим, что координационные отношения имеют не только пространственное распределение, пространственное значение, но и определенные временны́е закономерности. В деятельности центральной нервной системы мы видим определенную налаженность, определенную согласованность именно в протекании процесса.

В чем же это выражается? Прежде всего в том, что если вы застаете двигательный аппарат этого организма в каком-то исходном состоянии, наносите какое-нибудь раздражение, которое может вызвать тот или иной рефлекторный акт, то начало этого рефлекторного акта сопровождается целым рядом изменений во всей двигательной системе. Эти изменения ведут к созданию определенной новой установки, обеспечивающей возможность осуществления того или иного рефлекторного акта. Затем, вслед за этим или одновременно с этим, начинается определенный ряд деятельностей, которые составляют основу данного рефлекторного акта. Дальше, как только этот рефлекторный акт начал осуществляться и создал определенное нарушение в соотношении частей, ответом на этот рефлекторный акт, ответом на это нарушение соотношения частей является целый ряд рефлексов, которые последовательно проявляются один за другим. Таким образом, короткое раздражение может сделаться причиной целой серии отдельных двигательных актов, которые протекают в определенной последовательности друг за другом в течение более или менее продолжительного отрезка времени.

3. Возьмем для примера такой случай. Животное стоит на четырех конечностях, и вы наносите ему, допустим на заднюю конечность, какое-нибудь сильное, резкое раздражение, раздражение, которое у нас субъективно вызвало бы ощущение боли, вызвало бы защитную реакцию — отдергивание. И у животного оно вызывает определенную защитную реакцию — отдергивание конечности от раздражителя. Если животное стояло на четырех конечностях, а вы подвергли раздражению одну ко-

нечность, то защитная реакция может выразиться только в форме флексии этой конечности во всех суставах. Этот флексорный рефлекс, как оказывается, вовлекает в деятельность всю центральную нервную систему. В момент осуществления этого флексорного рефлекса осуществляется одновременно экстензорный рефлекс противоположной конечности. Если мы раздражали правую заднюю конечность, то наступает экстензорный рефлекс левой задней конечности. Затем, флексорный рефлекс не застывает раз навсегда, конечность, пришедшая в состояние флексии, не остается флексированной, а вслед за этой флексией наступает экстензия. За экстензией может наступить снова флексия, — мы можем наблюдать целый ряд альтернирующих движений, которые происходят в определенном ритме.

Если вы примете во внимание, что эти альтернирующие явления складываются в двух задних конечностях в противоположном направлении, т. е. флексия одной конечности соответствует экстензии другой, то можно легко себе представить, что одно мимолетное движение даст повод к тому, чтобы задние конечности производили попеременно флексорные и экстензорные сокращения, как при беге. В то же время такая же картина, но с обратным знаком наблюдается и на передних конечностях. Если мы на заднюю конечность наносим раздражение, то в одноименной передней мы видим экстензорный рефлекс, а в противоположной передней конечности мы видим флексорный рефлекс. Если такие рефлексы будут правильно чередоваться, то вы получите со стороны конечностей то, что требуется для осуществления акта ходьбы. В результате нанесенного раздражения может не только наступить короткий рефлекс отдергивания конечности, но и ряд движений всех конечностей, которые поведут к локомоторному акту, перемещению тела с места на место.

4. Принято в настоящее время, по примеру Шеррингтона, делить координационные отношения на две больших группы: на группу явлений, которые характеризуются как одновременная, или симультанная, координация, и на группу явлений последовательной, или сукцессивной, координации.



Если мы изучаем, как распределяются очаги торможения и возбуждения в центральной нервной системе и как в данный отрезок времени вовлекаются отдельные мышцы, то мы имеем дело с явлениями, которые подходят под понятие симультанной координации. Если мы желаем выяснить, каким образом данная координационная картина в следующий отрезок времени переходит в другую координационную картину, а вторая — в третью и т. д., каким образом координационные картины последовательно сменяются во времени, то мы имеем дело с последовательной, или сукцессивной, координацией.

Мы уже выяснили, что в основе симультанной координации лежит определенное рассеивание возбуждения по всей спинномозговой массе и возникновение очагов торможения, а следовательно, превращение всей центральной нервной системы в сложную мозаику очагов с преобладающим возбуждением или преобладающим торможением.

5. На чем же основана сукцессивная, или последовательная, координация? Как показал Шеррингтон, в основе сукцессивной, или последовательной, координации нужно усматривать два основных момента. Первый основной момент — наличие так называемых проприоцептивных приборов, о которых мы говорили уже несколько раз, т. е. тех чувствительных приборов, которые заложены в самом двигательном аппарате. В сократительной части мышц, на границе сухожилий с сократительным веществом, в надкостнице у места прикрепления сухожилий, в суставных связках,

в подкожной клетчатке имеется масса чувствительных приборов, различно устроенных и различно расположенных, которые приводятся в раздраженное состояние при всяком двигательном акте: сокращение мышцы ведет к раздражению рецепторов, расположенных в мышцах и сухожилиях; перемещения костей ведут к изменению натяжения суставных связок и раздражению тех проприоцептивных элементов, которые там расположены. Большее или меньшее натяжение кожи сопровождается раздражением проприоцептивных элементов, находящихся в глубоких слоях кожи и в подкожной клетчатке. Результатом этого является то, что центральная нервная система по афферентным проприоцептивным волокнам получает сложные комплексы раздражений, которые характеризуют всю картину двигательного акта. Вся картина двигательного акта во всей своей сложности сигнализируется в центральную нервную систему, которая является органом, воспринимающим эти раздражения и обусловливающим тот или иной рефлекс на проприоцептивные импульсы. Понятно, что такие реакции будут протекать различно, в зависимости от того, каков был первоначальный рефлекс.

Для каждой мышечной группы мы знаем следующие две основные формы проприоцептивных рефлексов. Одна основная форма — это реакция «отдачи», т. е. выполнения противоположного двигательного акта. Сильная флексия может дать толчок к тому, чтобы наступила ответная сильная экстензия, т. е. по существу реакция обратного типа. Но наряду с этим мы вслед за выполнением какого-нибудь двигательного акта видим в некоторых случаях наступление проприоцептивного рефлекса совершенно другого характера, именно рефлекса фиксирования конечностей в том положении, которое создалось первоначальным рефлексом. Таким образом, два противоположных течения проприоцептивных рефлексов могут быть вызваны в зависимости от условий, в которых находилась центральная нервная система, в зависимости от характера первичного раздражения и от характера вызванной им деятельности.

Для вас, конечно, понятно, что при определенном состоянии возбудимости центральной нервной системы, при определенной реактивности ее мы можем себе представить бесконечно длинный ряд возбуждений, целую цепь рефлексов, которые будут последовательно возникать на этой почве. Одного экстероцептивного раздражения, вызвавшего более или менее резкое рефлекторное движение, достаточно, для того чтобы вызвать ответный проприоцептивный рефлекс, а этот проприоцептивный рефлекс может вызвать противоположный проприоцептивный рефлекс (второй), а второй — третий и т. д. Таким образом, осуществляется правильный ритм рефлексов, рефлексов противоположного направления. Такие цепи рефлексов мы и обнаруживаем в известных случаях.

При нормальных условиях нашего существования обычно мы видим быстрое затухание рефлексов и завершение их определенными новыми положениями конечностей. На спинномозговых препаратах у животных с перерезанным на каком-нибудь уровне спинным мозгом, когда задняя половина тела стоит вне двигательного контроля высших нервных центров, а только под контролем спинномозгового отрезка, можно наблюдать длительные цепные рефлексы, которые вызваны сравнительно коротким первоначальным раздражением. Сюда относится, например, феномен, который уже давно, еще в 70-х годах прошлого столетия, был описан Фрейсбергом: если животное с перерезанным спинным мозгом взять за середину туловища и привести в вертикальное положение со свисшими вниз конечностями, то достаточно небольшого толчка, чтобы вызвать флексорный рефлекс одной конечности и экстензорный — противополож-

ной, после чего обе конечности делают в альтернирующем порядке движения сгибания и разгибания. В данном случае мы имеем дело с тем, что первоначальное экстероцептивное раздражение вызвало рефлекторный акт, который вызвал проприоцептивный ответный рефлекс, а этот вызывает новый проприоцептивный рефлекс и т. д. Вот один из существенных моментов, лежащих в основе сукцессивной, или последовательной, координации, — это наличие проприоцептивной нервной системы, вызывающей ответную реакцию на осуществившийся двигательный акт.

6. Совершенно другого порядка явление составляет второй момент сукцессивной координации. Тут речь идет уже не о том, что вмешивается какое-нибудь новое раздражение, влияющее на центральную нервную систему, а о том, что сами процессы возбуждения и торможения имеют внутри нервной ткани определенное течение.

Именно, оказывается, что если под влиянием той или иной внешней причины в каком-либо отделе центральной нервной системы создался очаг возбуждения или, согласно моему теперешнему представлению и представлению некоторых других авторов, очаг превалирования возбуждения, то это состояние возбуждения через некоторое время начинает сглаживаться, но нервная система не переходит просто к состоянию покоя, а вслед за возбуждением наступает период торможения. И, наоборот, если где-либо в центральной нервной системе имеется очаг торможения, в котором это торможение поддерживается в течение некоторого времени, то по прекращении торможения центральная нервная система не возвращается в покойное состояние, а дает картину повышенной возбудимости или даже явного возбуждения. Этому явлению перехода одного процесса в противоположный дано название «последовательная индукция». Впервые об этих явлениях индукции внутри спинномозговой оси заговорил Шеррингтон, и он же применил название «спинальная индукция». Много интересного и ценного материала в этом отношении дал также Ухтомский.

7. Надо сказать, что Шеррингтону принадлежит заслуга обнаружения этих индуктивных процессов внутри спинномозговой оси. Но аналогичные факты были известны до Шеррингтона в области физиологии органов чувств, и термин «индукция» был применен раньше Шеррингтона Эвальдом Герингом, правда, к несколько иному, хотя и близкому явлению. Известно, что возбуждение сетчатки, вызванное каким-нибудь световым раздражителем, не заканчивается сразу по прекращении светового агента, а затягивается на значительный промежуток времени. Мы видим обычно следующий ход реакции зрительного аппарата на световое раздражение.

Процесс возбуждения светочувствительного прибора кончается несколько позже, чем само световое раздражение; кроме того, процесс возбуждения не сразу переходит в состояние покоя, а переходит в состояние противоположного знака. Если мы известное время подвергали наш глаз раздражению светом, то вслед за этим по прекращении светового раздражения мы получаем впечатление, что данный участок поля зрения становится более темным, чем до раздражения. Затем возникает светлая полоса, затем темная полоса и т. д. Если вы подвергаете глаз раздражению каким-нибудь белым предметом, то после удаления этого предмета вы на его месте видите черное пятно; вслед за черным пятном — белое, затем опять черное и т. д. Это явление протекает в виде целого ряда отдельных волн. Может быть 8, 9, 10 таких фаз, сменяющих одна другую. С течением времени этот процесс становится более слабым и наконец затухает.

С этим же явлением мы имеем дело в спинном мозгу. После того как мы тем или иным раздражителем создали тот или иной участок возбуждения, этот участок возбуждения переходит в тормозное состояние, а тормозное состояние сменяется опять возбуждением. Эта последовательная индукция представляет собою, как оказывается, общее свойство всякой нервной ткани, всякого нервного вещества. Для обнаружения этого явления даже нет надобности прибегать к такому сложному нервному прибору, как головной или спинной мозг, а то же явление можно наблюдать в примитивной элементарной форме во всякой возбудимой ткани. Достаточно припомнить из физиологии нервного волокна явление электротона. Это — изменение функциональных свойств нерва под влиянием постоянного тока. Как известно, в области катода при прохождении постоянного тока возникает повышение возбудимости, а в области анода — понижение возбудимости. Затем, когда вы через некоторое время выключаете постоянный ток, у вас на бывшем участке катода возбудимость падает, и наступает вслед за электротоническим повышением возбудимости последовательная катодная депрессия, а на аноде анэлектротоническое понижение возбудимости сменяется последовательной экзальтацией. Как было показано Пэрна в лаборатории Введенского, уже во время действия катода вслед за повышением возбудимости обнаруживается тенденция к понижению возбудимости, а во время действия анода вслед за начальным понижением возбудимости обнаруживается тенденция к повышению возбудимости. Следовательно, какие-то физиологические условия обеспечивают индуцирование внутри нерва противоположных состояний: за повышением возбудимости следует понижение возбудимости, а вслед за понижением идет повышение возбудимости.

8. Близкое явление мы наблюдаем во всякой возбудимой ткани еще и в другой форме — в форме рефракторного состояния, которое сопровождает всегда деятельность возбудимых тканей.

Возьмите сердечную мышцу. Вы знаете, что возбуждение, ритмически возникающее в этом автоматически работающем органе, всякий раз сопровождается временным исчезновением возбудимости, тем своеобразным состоянием сердечной мышцы, при котором она не способна отвечать ни на какие внешние воздействия. Процесс возбуждения в случае сердечной мышцы сопровождается исчезновением возбудимости. Состояние заторможенности препятствует какой бы то ни было деятельности, исключает всякую возможность ответной реакции. Как впервые показал Введенский, это состояние через некоторое время дает экзальтационную картину — такое состояние сердечной мышцы, при котором она отвечает на минимальное раздражение.

Значит, мы обнаруживаем и в простых возбудимых аппаратах это обязательное взаимодействие явлений возбуждения и торможения. Мы можем рефракторную фазу рассматривать как процесс торможения, сменяющий процесс возбуждения и в свою очередь сменяющийся экзальтацией. Ясно, что в отдельных случаях, в отдельных тканях этот процесс, основанный на одних и тех же принципах, имеет различное проявление и качественно, и количественно. Мы знаем, что рефракторная фаза имеет различное количественное выражение в различных возбудимых тканях.

Еще недавно считали, что рефракторная фаза есть отличительная черта сердечной мышцы, а в отношении скелетной мышцы долгое время предполагали, что она рефракторной фазы не имеет и этим отличается от сердечной мышцы. Благодаря трудам Введенского мы знаем, что рефракторная фаза есть свойство всякой возбудимой ткани. Он показал, что

скелетные мышцы и нервы трансформируют ритм возбуждения в свой ритм так же, как сердечная мышца. Разница заключается в том, что в силу определенных соотношений между продолжительностью процесса сокращения, с одной стороны, и рефракторной фазы — с другой, эти явления складываются в сердечной мышце таким образом, что трансформация может коснуться процесса механических сокращений мышцы. В случае же скелетной мышцы не только весь цикл явлений протекает быстрее, но имеет место еще значительное укорочение рефракторной фазы сравнительно с процессом сокращения: механическая реакция имеет слишком длинный период, для того чтобы дать возможность обнаружиться трансформации ритма. Этот ритм мы можем обнаружить только при условии, если мы следим более непосредственно за самим процессом возбуждения, например наблюдая токи действия нерва и мышцы. В этих случаях мы обнаруживаем и у нерва, и у мышцы способность трансформировать ритм — способность, характерную для всякой возбудимой ткани. Это доказывает, что переход возбуждения в торможение, проявляющееся в форме рефракторного состояния, является неотъемлемой способностью всякого возбуждения, где бы оно ни возникало.

Именно Введенскому удалось впервые обнаружить, что между ритмом раздражения и ответной реакцией нерва или мышцы существует определенная зависимость. Прежде всего он показал, что при определенных ритмах раздражения нервный, вернее нервно-мышечный, прибор отвечает ритмом возбуждения, который находится в строгом соответствии с ритмом раздражения. Следовательно, сначала нервно-мышечный аппарат воспроизводит ритм раздражения. Затем, по мере учащения ритма вы достигаете какого-то предела, за которым нервно-мышечный прибор уже не может воспроизводить этого ритма. Тогда он начинает трансформировать ритм раздражения в свой собственный ритм. Понять это явление можно было с той точки зрения, что вы доходите до промежутка между отдельными раздражениями, настолько короткого, когда уже часть раздражений падает на относительную или абсолютную рефракторную фазу. При дальнейшем учащении раздражений дело может дойти до того, что обнаруживается неблагоприятное влияние ритма, именно при слишком частом ритме возникает процесс, похожий на торможение: ответная реакция становится все слабее и слабее и может совершенно выпасть. Аналогичное этому явление наблюдается при применении раздражения благоприятного ритма, но нарастающей силы. Мы можем, идя от пороговой силы, постепенно все более и более увеличивать силу раздражения. Имеется определенный оптимум силы, который затем начинает переходить в более неблагоприятные величины раздражения, пока наконец дело не достигнет так называемого пессимума силы. В отношении ритма Введенский также обнаружил определенные оптимальные и пессимальные условия.

Сам Введенский не говорил никогда о рефракторных явлениях в нервах и мышцах и не хотел признать здесь рефракторности. Он считал неправильным толковать это явление с точки зрения возникновения рефракторной фазы и старался объяснить дело иначе. Он считал просто, что вслед за определенной силой раздражения или вслед за определенным ритмом раздражения начинаются уже другие ритмы и силы, которые ведут к возникновению торможения. Следовательно, он считал, что процесс торможения есть только особая форма возбуждения, что только при известных условиях слишком сильного раздражения или слишком частого возбуждения может создаться источник такой особой формы возбуждения, которая внешне носит обратный характер.

Сохраняя один и тот же по качеству раздражитель, но постепенно усиливая его, вы доходите до того, что в ответ на определенный количественный переход от одной границы к другой наступает качественное изменение характера возбуждения — то торможение, которое происходит в результате слишком сильного раздражения. Он это состояние обозначил словом «парабиоз» и считал, что это есть возбуждение, но возбуждение особенное, как он говорит, стойкое, не колеблющееся, не распространяющееся, а стоящее на определенном участке нерва, качественно отличающееся от исходного первоначального возбуждения.

Вы видите, что в этом вопросе есть различные толкования. Лично мне кажется более приемлемым такое толкование, что парабиоз есть частный случай торможения, которое связано с возбуждением, что при всяком процессе возбуждения мы имеем элементы торможения и что рефракторная фаза есть общее свойство всякой возбудимой ткани, что трансформация ритмов, которую обнаружил Введенский, есть проявление рефракторности, а следовательно, возбуждение и торможение не только иногда могут переходить одно в другое, а всегда неразрывно друг с другом связаны. Нет процесса возбуждения, при котором не было бы торможения, и нет торможения, при котором одновременно не было бы возбуждения.

Говоря об этом, нужно сделать еще некоторые добавления. Надо сказать, что сейчас этот вопрос должен быть пересмотрен и пересматривается благодаря развитию техники. Вы знаете, что Введенский сделал большие успехи в этом направлении благодаря тому, что от сравнительно косного гальванометра, которым пользовались для наблюдения токов действия, он перешел впервые к телефоническому исследованию нерва, и, пользуясь телефоном как показателем электрических колебаний, разыгрывающихся в нерве или в мышце, он при помощи своего слуха улавливал высоту тона, которая получалась, и по высоте тона, субъективно воспринимаемой, оценивал те ритмы возбуждения, которые возникали в нерве или мышце. Он имел дело с простым телефонным аппаратом, а с другой стороны, оценивал показания этого телефона своим субъективным восприятием звука, следовательно — своим слуховым прибором. При этих условиях, конечно, надо поражаться той исключительной чуткости и тому исключительному умению наблюдать, которое обнаружил Введенский, и тому, как он мог такой сравнительно грубый прием использовать. Ритмы, обнаруженные Введенским, были подтверждены при изучении токов действия струнным гальванометром Энтховена с фотографической регистрацией.

В настоящее время, как вы знаете, телефон лег в основу всей новейшей аппаратуры, и сейчас эти явления, разыгрывающиеся в нерве и мышце, опять-таки при посредстве телефонных аппаратов, могут быть восприняты, но со включением усилителей. Усилители применяются и в работе со струнными гальванометрами. Наконец, создано несколько типов осциллографов. При этих условиях получен ряд фактов, говорящих о том, что те ритмы, которые Введенский считал характерными для нерва и для мышцы, могут оказаться неверно оцененными, и в некоторых случаях действительно оказываются неверными. Так, например, Уивер и Брей, изучая электрические явления в слуховом нерве при адекватных раздражениях уха, обнаружили полное совпадение между воздействующей звуковой частотой и частотой токов, отводимых от нерва. Так как возможность физических ошибок была исключена, ими было сделано заключение, что они имеют дело с токами действия слухового нерва и что последний, следовательно, может воспроизводить ритмы по меньшей мере до 6000 в секунду. Таким образом, волокна слуховых нервов должны были бы резко отличаться от всех других нервных волокон по длительности процесса возбуждения и рефракторной фазы. Факты Уивера и Брея подтверждены Эдрианом, Дэвисом (в лаборатории Форбса) и другими авторами; но им удалось доказать, что наблюдаемые потенциалы не являются токами действия нерва, а возникают в самом рецепторе (улитке) и проводятся по нерву как по физическому проводнику. Действительно, работами Гершуни и Волохова установлено, что при электрическом раздражении уха можно легко расчленить явления раздражения улитки и явления раздражения слухового нерва. При полном отсутствии улитки слуховой нерв реагирует на электрические раздражения подобно другим нервам; хронаксия и рефракторная фаза, хотя и несколько более короткие, чем у других

нервов, все-таки относятся к обычному порядку величин: при раздражении переменными токами нерв может воспроизводить ритмы в пределах до 200 колебаний в секунду. Ряд фактов привел Гершуни и Волохова к представлению, что при электрическом раздражении в улитковом аппарате происходит развитие механических сил, которые и являются непосредственной причиной возбуждения слуховых нервов. Подобная электро-механическая система должна быть в свою очередь сама источником электрических явлений, которые и были уловлены Уивером и Бреем благодаря большой чувствительности их аппаратуры на слуховом нерве. Последний служил лишь физическим проводником, генератором же являлся улитковый прибор.

Таким образом, в опытах Уивера и Брея нельзя усматривать какого-либо подрыва данных Введенского.

9. Возвращаясь к центральной нервной системе, мы должны принять, что последовательная спинномозговая индукция является одним из моментов, определяющих последовательные координационные отношения. Действительно, если мы вспомним, что симультанная координация связана с возникновением очагов возбуждения и торможения в виде определенной мозаики внутри спинного мозга, то нужно себе представить, что после определенного времени пребывания данной картины, данной мозаики, в силу закона индукции должно наступить переключение этих очагов в противоположное состояние: возбужденные очаги должны стать заторможенными, а заторможенные — возбужденными. При более умеренных степенях возбуждения и торможения дело может ограничиться тем, что возбужденные очаги приобретут наклонность тормозиться, а заторможенные очаги — наклонность возбуждаться. Дело может не дойти до видимого возбуждения или торможения, но тенденция к тому или другому будет налицо.

Если вы представите себе, что на эту почву попадают проприоцептивные импульсы, идущие с периферии от двигательного аппарата, вы получите условия для суммарного действия этих двух моментов. Индукция создает определенную почву, на которую падает проприоцептивное раздражение. Результатом этого является наступление нового рефлекторного акта.

10. Этим моментом я хотел воспользоваться, для того чтобы сделать еще одну ссылку на общую физиологию нервного волокна. Только что, говоря подробно о рефлекторной реакции, мы подчеркнули, что симультанная координация должна нам представляться и представляется как результат возникновения в каждый данный момент определенных очагов возбуждения и торможения, известным образом распределенных внутри центральной нервной системы. Имеет ли этот процесс возникновения очагов возбуждения и торможения какие-нибудь аналогии в других отделах нервной системы? Оказывается — имеет. Мы знаем такие взаимоотношения со времен Эвальда Геринга. Самые факты были известны и до Геринга, но правильное физиологическое толкование впервые было дано именно им. Такие отношения мы имеем внутри нашего зрительного аппарата в форме явлений так называемого симультанного контраста. Мы знаем, что если определенный участок сетчатки подвергается световому раздражению, то окружающая часть сетчатки при этом не остается в покое, она тоже выведена из равновесия. Всякое светлое пятно создает вокруг себя темный фон. Наряду с этим само светлое пятно воспринимается нашим глазом так или иначе в зависимости от того, в каком состоянии находятся остальные участки сетчатки, т. е. отчетливо обнаруживается явление взаимодействия отдельных частей зрительного поля.

Это явление можно понять только с точки зрения взаимных влияний одних участков нервной системы на другие, будем ли мы относить это к самой сетчатке или к проекции ее в центральной нервной системе —

все равно. И тут, и там между определенными участками нервной ткани существуют сложные условия взаимодействия отдельных очагов в смысле возникновения торможения и возбуждения. Такие же взаимоотношения мы имеем между определенными участками двух сетчаток. Две сетчатки находятся в таких взаимоотношениях, что возбужденное состояние известных участков одной сетчатки тормозит соответствующие (корреспондирующие) участки сетчатки другого глаза. В данном случае речь идет, конечно, о взаимодействии внутри корковой области центральной нервной системы. Таким образом, мы обнаруживаем такие же реципрокные отношения, как внутри спинного мозга при изучении спинномозговых рефлексов.

Лебединскому, Дионесову и другим сотрудникам в моей лаборатории удалось установить еще один важный факт взаимодействия светочувствительных аппаратов сетчатки: раздражение макулярной области замедляет развитие темновой адаптации в периферических отделах сетчатки. В настоящее время трудно еще решить вопрос, имеем ли мы в этом случае дело с взаимодействием колбочкового и палочкового аппаратов как двух афферентных систем, наподобие того что установлено Хэдом для эпикритической и протопатической чувствительностей, или же с взаимодействием пространственно различных отделов центра и периферии, или с тем и другим одновременно. С биологической точки зрения и то и другое представляет большой интерес.

11. Спрашивается, требуются ли для этого такие сложные структуры, как сетчатка, как кора головного мозга? Нет, оказывается, что подобные явления могут наблюдаться и на изолированных отрезках нерва. Это также было впервые обнаружено Введенским. Изучая явления электротона, Введенский обнаружил, что очаги электротонических изменений возбудимости не переходят непосредственно в очаги с покойным нормальным состоянием нервной ткани, а создают около себя участки противоположного состояния. Таким образом, рядом с участком, который находится под влиянием катода и в котором возникло катэлектротоническое повышение возбудимости, мы обнаруживаем участки, в которых возбудимость оказывается пониженной, и рядом с анодным участком, в котором возбудимость понижена, создаются полосы, в которых возбудимость повышена. При выключении тока, когда наступает последовательная обратная фаза, в этих поясах также наступает извращение явлений: участки повышенной возбудимости дают понижение возбудимости, а участки пониженной возбудимости дают повышение возбудимости. Это явление, которое разыгрывается по обе стороны электротонизированного участка, непосредственно подвергающегося действию анода или катода, Введенский обозначил словом «периэлектротон». Следовательно, есть явления электротонические в участках, на которые действует электрический ток, и есть явления периэлектротонические, которые разыгрываются на соседних участках как результат процесса в первых. В данном случае мы имеем в равномерной нервной массе обнаружение явлений симультанной индукции.

12. Теперь мне хотелось бы снова вернуться к исходным явлениям, легшим в основу наших представлений о координационном процессе. Как вы помните, в лекции, посвященной истории развития наших представлений о механизме координации, я указал, что первым, кто обнаружил явления торможения внутри центральной нервной системы, был Сеченов. Под впечатлением работы братьев Вебер о тормозящем влиянии блуждающего нерва на сердце Сеченов правильно оценил тот факт, который пришлось ему наблюдать, именно: раздражение таламической области лягушки вызывает угнетение спинномозговых рефлексов. Он усмотрел

в этом явлении торможения аналогию с теми явлениями, которые разыгрываются в сердце при раздражении n. vagus, и высказал положение, что целый ряд нервных процессов, целый ряд особенностей протекания нервных процессов может быть объяснен наличием внутри центральной нервной системы тормозящих центров. Значит, нужно было себе представить, что имеется множество определенных рефлекторных приборов, которые передают возбуждение с периферии через центральную нервную систему к рабочему органу и осуществляют рефлекторные акты, а деятельность этих рефлекторных дуг может тормозиться со стороны специальных тормозных центров. Таково было первоначальное представление Сеченова.

Вскоре благодаря накоплению ряда фактов, свидетельствовавших о том, что тормозные процессы могут разыгрываться и при других условиях, при взаимодействии двух раздражений, действующих на различные участки периферии тела, отказались от учения о специальных тормозных центрах и стали рассматривать процесс торможения как явление, разыгрывающееся параллельно с возбуждением в отдельных участках центральной нервной системы. Сейчас мы говорим, что всякий рефлекторный акт несет в себе тормозные элементы и нет возбуждения без тормозного процесса.

Таким образом, от учения о специальных тормозных центрах пришлось отказаться, и одним из первых, кто отказался от этого учения, был сам Сеченов. Он признавал по-прежнему, что между таламической областью и определенными рефлекторными дугами существуют такие взаимоотношения, благодаря которым таламус тормозит эти рефлексы. Но Сеченов попытался впоследствии представить себе дело так, что здесь речь идет не о действии специальных тормозных центров, а о том, что высшие области мозга, именно большие полушария мозга, через посредство таламической области тормозят низшую рефлекторную деятельность. Он пытался, таким образом, за счет этого механизма объяснить смену врожденных спинномозговых реакций новыми, приобретенными реакциями.

13. Учение о Сеченовском торможении, которое с 60-х годов прошлого столетия и до последних лет как-то совершенно застыло и излагалось в учебниках и монографиях, а также специальных работах просто как явление, не подлежащее дальнейшему изучению, подверглось в последнее время ряду пересмотров, проверок и находит себе сейчас совершенно новую трактовку.

Впервые попытка дать сеченовскому факту иную трактовку была сделана в Ленинграде (тогда Петербурге) Ционом. Он возражал не против того, признавать ли или не признавать специальные тормозные центры, а против того, можно ли рассматривать само явление как торможение. Точка зрения Циона заключалась в том, что в данном случае приходится говорить не о торможении спинномозговых рефлексов, а об изменении проводимости спинномозговой массы. При раздражении таламической области лягушки кристаллом поваренной соли Сеченов наблюдал более или менее резкое замедление, удлинение времени рефлекса. В данном случае речь должна идти, по Циону, не о том, что выключается какая-нибудь функция, а о том, что наступает постепенное замедление проведения возбуждения по спинномозговой массе, которое в конце концов приходит к такой малой скорости, которая практически ведет к выпадению деятельности; но это не есть торможение в истинном смысле слова.

Такова была точка зрения Циона, возникшая в связи с тем, что Цион понимал торможение как «интерференцию» возбуждений. К сожалению,

точка зрения Циона в свое время никем не была учтена и осталась лежать под спудом до настоящего времени. Быть может, виною этому было то, что развитая Ционом теория «интерференции» казалась мало обоснованной, а отсюда отрицательное отношение и к самому расчленению двух явлений.

14. Вторая попытка дать новую трактовку сеченовскому факту исходила из школы Беритова в лице его сотрудника Болотова. Работа была опубликована как выполненная в лаборатории Беритова и под его руководством, и Беритов точку зрения, выраженную в работе Болотова, отстаивал до недавнего времени и, может быть, отстаивает и сейчас.

Болотов и Беритов возражают против сеченовского учения вот с какой точки зрения. Они говорят, что в случае сеченовского торможения речь идет не о торможении спинальных рефлексов вообще, как излагал это дело Сеченов, а о торможении флексорного рефлекса и что в этом случае нет ничего специфического, потому что речь идет только о том, что раздражение таламической области, в силу каких-то закрепившихся координационных отношений, ведет к возникновению тонического экстензорного напряжения. Значит, суть дела заключается в том, что при раздражении таламуса мы получаем состояние раздражения экстензорного центра, а это раздражение экстензорного центра, по закону реципрокной иннервации антагонистических мышц, должно сопровождаться торможением центра флексоров. Иначе говоря, Беритов попытался сеченовское явление рассматривать как частный случай реципрокной иннервации антагонистических мышц. Беритов пытался доказать это тем фактом, что при наложении кристалла поваренной соли на таламическую область мы имеем возникновение экстензорной судороги. Беда заключается в том, что если вы сопоставите работы Сеченова (как первую основную, так и ряд последующих) с работой Болотова и теми последующими замечаниями, которые дал Беритов по поводу этой работы, то вам бросится в глаза полная противоположность всех условий, в которых работали два автора — основной автор, установивший известный факт и высказавший определенные положения, и второй автор, давший явлению новую трактовку.

Различия эти следующие.

Во-первых, Сеченов для оценки эффекта раздражения таламической области пользовался наблюдением времени рефлекса по Тюрку: погружал задние лапки лягушки в раствор кислоты и при помощи метронома подсчитывал время, необходимое для вытягивания лапок. Производилось наблюдение флексорного рефлекса и оценка продолжительности времени рефлекса. Болотов в лаборатории Беритова применял одновременную регистрацию сокращений флексоров и экстензоров задней конечности в той форме, как это делал Шеррингтон при изучении спинальных рефлексов и при раздражении корковых двигательных областей головного мозга. Таким образом, у него одновременно шла регистрация сокращений флексоров и экстензоров. Этому обстоятельству Беритов придает очень большое значение и говорит, что Сеченов не мог правильно оценить явления, потому что ограничивался визуальным наблюдением.

За этим отличием методики есть дальше целый ряд других отличий. Сеченов в своей работе определенно указывает, что тормозной эффект наблюдается только при условии нанесения кристалла поваренной соли на таламическую область лягушки. В своей работе он дает рисунок мозга лягушки с пересекающимися линиями, которыми отмечаются определенные уровни разреза центральной нервной системы; он указывает те уровни, которые дают оптимальные условия торможения; затем он указывает переднюю и заднюю границы, с которых это торможение еще мо-

жет быть вызвано, хотя и в меньшей степени; затем он указывает, что раздражение на уровне передней границы зрительных долей — lobi optici (не thalami optici, a lobi optici) торможения не дает, а дает, наоборот, укорочение времени рефлекса и усиление рефлекса.

Между тем в работе Болотова мы находим утверждение, что с любого участка головного мозга можно получить тормозные эффекты, якобы сеченовское торможение, причем одинаково хорошо получаются эффекты при наложении соли и на передний полюс thalami optici, и на среднюю часть его, и на задний полюс, так же как на переднюю границу lobi optici и даже на середину lobi optici, т. е. почти на область продолговатого мозга. Во всех случаях эффект получался у Болотова одинаковый, тогда как у Сеченова получалось дифференцирование эффекта в зависимости от участка раздражения.

Далее, мы у Сеченова находим указание, что эффекты этого торможения в чистой, правильной форме наблюдаются в первую же минуту по нанесении кристалла поваренной соли и что кристалл поваренной соли не следует оставлять на центральной нервной системе дольше одной-полутора минут, так как вслед за этим разыгрываются конвульсии, затемняющие всю картину. Вместе с тем Сеченов указывает, что нужно брать кристалл каменной соли, которая не растекается и не расплывается.

Если мы возьмем работу Болотова, то найдем там указания (в протоколах различных опытов), что кривая зарегистрирована на 6-й минуте по нанесении поваренной соли, затем на 8-й, 10-й и 12-й. Ясно, что речь идет о совершенно иных формах раздражения. Сеченов клал кристалл на одну или полторы минуты и наблюдал те эффекты, которые наступают в первую же минуту. В лаборатории Беритова явление наблюдалось при 6-, 8- и 12-минутном пребывании поваренной соли на поверхности мозгового разреза. Мы имеем у Сеченова указание, что участок мозга должен быть тщательно обсушен для того, чтобы не было расплывания соли и стекания на другие отделы мозга. В последних работах беритовской школы мы находим указания на то, что нужно заботиться о том, чтобы поверхность мозга была влажной, что нужно регулярно наносить туда рингеровский раствор при помощи ватного тампона, дабы обеспечить лучшее растворение соли. Сеченов применял каменную соль, а Болотов применяет обыкновенную поваренную соль, легко растворяющуюся.

Ясно, что мы в работах Болотова и других учеников беритовской школы имеем дело с совершенно особым случаем раздражения центральной нервной системы. Тут наносится поваренная соль во влажном состоянии, она растворяется, растекается и охватывает неизвестно какие отделы центральной нервной системы. При этих условиях совершенно естественно, что между раздражением переднего полюса thalami optici и заднего полюса никакой принципиальной разницы не получается, и вы наблюдаете один и тот же конечный эффект, т. е. наступление тонических экстензорных судорог, которые можно видеть всякий раз глазом, когда сеченовский опыт протекает неудачно. Как только вы дали соли растечься по спинному мозгу, вы получаете сильные экстензорные контрактуры, и флексорного рефлекса вы не получите. Но это есть то явление, которое Сеченов предусматривает как неудачную форму опыта, которая не должна быть смешиваема с истинным явлением. Сеченов подчеркивает, что соль должна находиться на тщательно обсушенном мозге в течение одной минуты, именно в таламической области, эффект должен наступить в течение одной минуты, а по снятии соли картина должна через несколько минут вернуться к норме. Явление, описываемое Болотовым, носит необратимый характер.

Отсюда ясно, что как бы ни велика была ценность фактов, полученных Болотовым, их нельзя противопоставлять трактовке Сеченова, потому что речь идет о совершенно другом явлении.

15. Последний ряд фактов, относящихся к сеченовскому торможению, исходит из моей лаборатории и впервые был осуществлен Тонких. Дело началось с того, что мы обнаружили в отношении спинального сгибательного рефлекса задних конечностей определенные влияния со стороны симпатической нервной системы. Именно раздражение пограничного симпатического ствола в поясничной области может повести к резкому укорочению или к резкому удлинению времени рефлекса и притом не только на той стороне, на которой раздражается n. sympathicus, но и на противоположной стороне.

Это обстоятельство заставило нас утверждать, что общая для обеих половин тела часть рефлекторного прибора, т. е. спинной мозг, находится под контролем симпатической системы, и этот контроль выражается в том, что время рефлекса может удлиняться или укорачиваться, а это мы считаем одним из проявлений регуляции функциональных свойств.

Тогда естественно возникла мысль проверить, имеет ли этот симпатический регулирующий прибор какое-нибудь применение в обычных условиях деятельности центральной нервной системы? Мы решили посмотреть, не имеет ли симпатическая нервная система какого-нибудь отношения к сеченовскому феномену, который тоже представляет собою регуляцию времени рефлекса со стороны одного из высших отделов центральной нервной системы. Такое предположение было особенно естественно в силу того, что в последнее время, начиная с 1909 г., накопился большой ряд фактов, свидетельствующих о том, что у млекопитающих гипоталамус — отдел мозга, непосредственно лежащий вентрально от таламуса, несет в себе ядра, связанные со спинальными симпатическими клетками, с клетками боковых рогов спинного мозга, и дает при раздражении все симпатические эффекты. Эти субталамические, или гипоталамические, ядра (tuber cinereum) рассматриваются в настоящее время как высшие центры симпатической нервной системы. Опыты, поставленные для проверки этой точки зрения, показали, что действительно сеченовское торможение, проведенное именно в той форме, как его описывает Сеченов, т. е. с применением кратковременного раздражения именно таламической области кристаллом каменной соли, носящее обратимый характер, осуществляется через посредство симпатической нервной системы. Если на обеих сторонах тела перерезать все rami communicantes симпатической системы и таким образом симпатические стволы совершенно отделить от центральной нервной системы и от периферии тела, то сеченовского торможения не удается обнаружить ни при визуальном наблюдении над флексорными рефлексами, ни при графической регистрации сокращений флексоров и экстензоров, как в опытах Болотова. Обнаружилось также, что это влияние таламической области, осуществляющееся через посредство n. sympathicus, в равной мере касается как флексорного, так и экстензорного центров. Здесь, следовательно, не может быть и речи о реципрокной иннервации антагонистических мышц, а речь идет об общем подавлении рефлекторной деятельности, о замедлении времени рефлекса. Это явление носит временный, обратимый характер и должно быть отнесено к разряду регуляторных влияний на спинной мозг (рис. 10).

Эти данные Тонких получены путем выключения симпатической цепочки, именно путем перерезки rami communicantes. Это явление не сегментарное: наличие одного или двух rami communicantes на уровне выхода симпатических волокон может обеспечить торможение спинномоз-

говых рефлексов на всем протяжении (рис. 11). Следовательно, естественно предположить, что здесь речь идет о каком-то универсальном влиянии любого пучка симпатических волокон, вышедшего из спинного мозга и затем проникающего обратно через задний корешок внутрь центральной нервной системы, на всю спинномозговую ось, очевидно, посредством какого-то общего механизма. Естественно было предположить сосудосуживающий механизм, но оказалось, что сеченовское торможение, так же как эффекты прямого раздражения симпатических стволов, можно

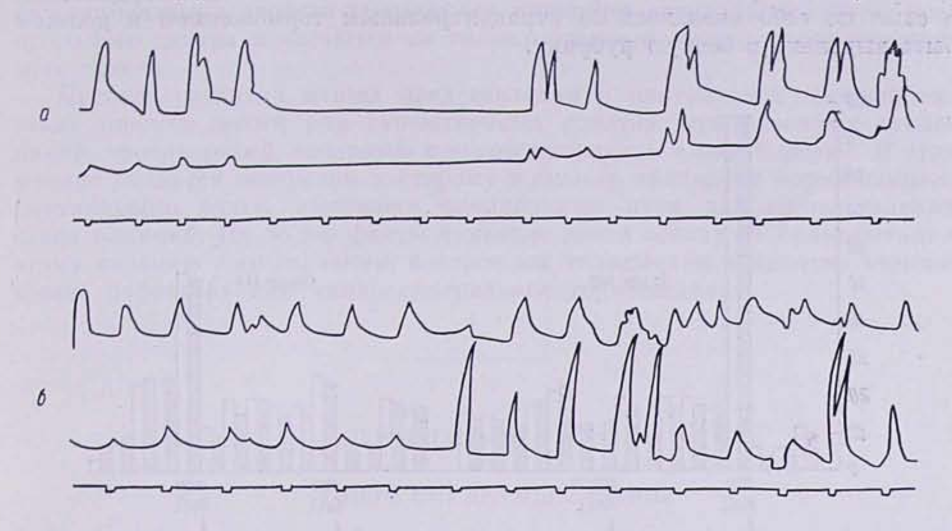


Рис. 10. Сеченовское торможение на нормальной (*а*) и симпатэктомированной (*б*) лягушке. (По Тонких).

Сверху вниз: запись сокращений флексоров, экстензоров и отметка нанесения раздражения (каждые 15 секунд).

наблюдать в отчетливой форме на лягушках, лишенных кровообращения, — после удаления сердца и выпускания всей крови из сосудов.



Остается много предположений, как-то: влияние на мозговые оболочки или влияние на глиальный прибор и секрецию со стороны глии, прямое влияние на нервные клетки, но во всяком случае способ воздействия на серое вещество — местный, непосредственный, независимый от кровообращения.



Эти данные нашей лаборатории встретили возражение со стороны Беритова, который считает сеченовское торможение реципрокной иннервацией антагонистических мышц, и, конечно, не может принять нашей трактовки. Он пытается опровергнуть наши факты. Но в течение последнего времени нам удалось наблюдать еще одно явление. Вместо того чтобы исключать n. sympathicus и получать в результате выпадение сеченовского торможения, мы перерезали спинной мозг на середине его, выше пояснично-крестцовых сегментов, и сохраняли n. sympathicus. При этих условиях сеченовское торможение в отношении нижних конечностей получается (Тонких). Тут уже не приходится говорить о том, что thalamus действует непосредственно на спинальные центры и создает здесь условия реципрокной иннервации, потому что единственный путь, которым может осуществляться это влияние, есть пограничный симпатический ствол. Это был experimentum crucis к тому, что было сделано в первых работах.

16. Эти данные приводят нас к тому заключению, что сеченовское торможение, которое легло в основу всех наших современных представлений о координационном механизме и о роли интрацентрального торможения, само по себе не есть интрацентральное торможение. Оно было принято за интрацентральное торможение, оно дало повод к изучению интрацентрального торможения, дало повод к обнаружению целого ряда действительно интрацентральных торможений, повело к тому, что интрацентральное торможение принято за основной механизм координации, а само по себе оказалось не итрацентральным торможением и должно быть выделено в особую рубрику.

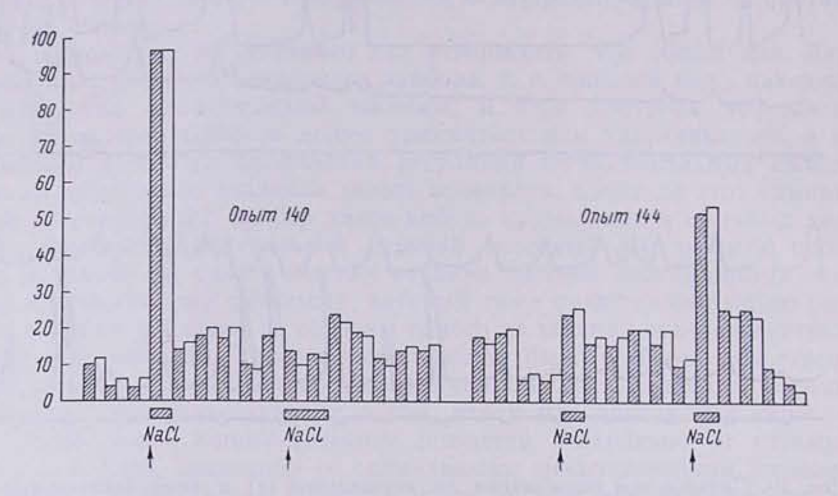


Рис. 11. Сеченовское торможение при наличии 2 rami communicantes n. sympathicus. (По Тонких).

Высота столбиков — время рефлекса по Тюрку (в секундах), *заштрихованные и светлые столбики* — разные конечности, *стрелки* — нанесение кристаллов NaCl на область таламуса.

Мы, таким образом, возвращаемся сейчас к тем представлениям, которые когда-то высказал Цион, что в данном случае речь идет не о торможении рефлекса как таковом, не о тормозном процессе, который обнаруживается в других случаях, а о регуляции функциональных свойств спинного мозга. Тогда Цион говорил только о скорости проведения. Мы в настоящее время не можем расчленить скорость проведения от других функциональных свойств. Мы считаем, что проводимость, возбудимость и все другие функциональные свойства представляют собою нераздельные свойства, которые интимно связаны друг с другом. Мы здесь имеем дело с такой же картиной влияния нервной системы, какая давно обнаружена в случае гладкой и сердечной мускулатуры, а в последние годы описана нами и для мускулатуры скелетной.

Сеченовское торможение есть частный случай такого регулирующего влияния определенных отделов нервной системы, именно симпатической нервной системы, на общие функциональные свойства спинного мозга. Судя по аналогии с тем, что имеет место в сердце, кишечнике и скелетной мышце, мы должны предположить влияние на физико-химические условия в центральной нервной системе, результатом чего является изменение функциональных свойств, но определенного мы пока ничего не знаем. Эти данные являются, конечно, далеко не маловажными, и мы стоим

перед фактами, говорящими о том, что для получения сеченовского эффекта нужны совершенно специальные, именно симпатические пути. Если мы считаем, что эти пути имеют исходным пунктом строго определенные ядра таламической области, именно ядра hypothalami, то мы, в сущности, возвращаемся к первоначальному представлению Сеченова о том, что существуют специальные тормозные центры, но мы не можем назвать эти центры тормозными центрами, потому что речь идет не о торможении, а об изменении функциональных свойств. Эти изменения функциональных свойств вызываются влиянием специального ядра, специального центра и касаются не только спинного мозга, а всех возбудимых тканей.

Процесс развития наших представлений о центральной нервной системе прошел целый ряд существенных сдвигов, существенных отклонений, противоречий, возвратов к старым взглядам в новой форме. И этот момент является возвратом к старому в смысле признания определенного специального очага, имеющего специальные пути для осуществления своих влияний. Но те же факты приводят нас к отказу от приписывания этому явлению того значения, которое мы вкладываем в понятие «торможение рефлекса» или «интрацентральное торможение».

ЛЕКЦИЯ ПЯТАЯ

ТОНУС СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

1. Возникновение ритмической деятельности на почве цепных проприоцептивных рефлексов. — *2.* Ритмика в результате интрацентрального столкновения возбуждения и торможения. — *3.* Ритмика в результате различной длины интрацентральных коллатералей афферентных путей. — *4.* Спинной мозг как аппарат разнообразной и сложной координированной двигательной работы. — *5.* Тонус и исходная поза как необходимый фон для выполнения более сложных актов. — *6.* Тонус спинномозгового происхождения. — *7.* Тонус бульбарный. — *8.* Децеребрационная ригидность как универсальный контрактильный тонус и как «рефлекс стояния». Торможение контрактильного тонуса при фазических рефлексах. — *9.* Тонус таламический — пластический тонус или каталептоидный рефлекс. — *10.* Механизм возникновения пластического и контрактильного тонусов. Взгляд Лангелаана. — *11.* Запутанность во взглядах на тонус. — *12.* Гипотеза Гентера и Ройела о симпатическом происхождении пластического тонуса. Критика этого учения. — *13.* Точка зрения автора. Разграничение влияний «тономоторных» и «тонотропных». Тонотропное влияние симпатикуса. Фактические данные (Лебединский и Стрельцов, Кунстман и Шендеров, Касумов). — *14.* Лабиринтные и шейные сухожильные рефлексы Магнуса. Ориентация в пространстве и сохранение естественного положения головы. Сохранение нормальных соотношений между головой и туловищем.

1. Прошлый раз мы разобрали механизмы, которые лежат в основе так называемой сукцессивной, или последовательной, координации. Теперь, для того чтобы закончить вопрос о спинальных координациях, нам нужно остановиться на возникновении ритмов. Тут возможны несколько механизмов, которые внешне приведут к одному и тому же результату, т. е. к ритмической деятельности.

Уже в прошлых лекциях мы рассмотрели вопрос о так называемых цепных рефлексах, которые возникают благодаря вмешательству проприоцептивной иннервации. Всякий рефлекторный двигательный акт является источником возникновения проприоцептивного импульса, который в свою очередь вызывает новый рефлекторный акт. Этот новый рефлекторный акт может быть толчком для возникновения третьего реф-

лекса и т. д. В результате этого могут образоваться цепные, попеременно сменяющиеся, приводящие и отводящие, сгибательные и разгибательные движения. Это одна форма возникновения ритма.

2. Но можно себе представить возникновение ритма и в другой форме. Мы знаем сейчас, что в основе одновременной координации каждого рефлекторного акта лежит определенное распределение очагов возбуждения и торможения внутри центральной нервной системы. Центры антагонистических мышц находятся в противоположных функциональных состояниях. Если возбуждены центры флексоров, то заторможены центры экстензоров, и наоборот.

Дальше, мы знаем, что каждый рефлекторный акт представляет собою в общем очень сложную картину, охватывающую в большей или меньшей степени всю центральную нервную систему и всю мускулатуру. Разница заключается в том, что одни мышцы производят динамическую работу, а другие в это же время производят работу статическую. Мы можем себе представить, что различные рефлекторные акты по отношению друг к другу окажутся в известных частях синергичными, в других частях — антагонистическими.

Значит, раздражение двух рефлексогенных полей могло бы вызвать два различных двигательных эффекта, в картине которых мы можем усмотреть некоторые черты общности и некоторые черты различия. Иначе говоря, может оказаться, что, раздражая два рецепторных поля, мы вызовем в одних мышцах процесс возбуждения, в других — процесс торможения, но с противоположным знаком для двух различных рефлексов. Такие рефлексы, в которых более или менее значительная часть двигательного аппарата оказывается в антагонистическом отношении или вовлекается в противоположную деятельность, мы можем назвать антагонистическими рефлексами. Совершенно понятно, что, применяя одновременно раздражение рефлексогенных полей двух антагонистических рефлексов, мы должны создать внутри центральной нервной системы конфликт процессов возбуждения и торможения, потому что одни и те же отделы центральной нервной системы одним раздражителем будут приводиться в состояние возбуждения, а другим раздражителем — в состояние торможения. Таким образом, применяя одновременно два раздражения, мы столкнем процессы возбуждения и торможения двух различных очагов, и они окажутся в антагонизме.

Совершенно понятно, что результатом этого могут быть самые различные комбинации. Может случиться, что раздражение, падающее на одно рефлексогенное поле, явится значительно более сильным, чем раздражение, падающее на антагонистическое рефлексогенное поле. В результате этого один из рефлексов окажется победителем, один рефлексогенный акт осуществится, а другой будет совершенно замаскирован, затушеван. Может оказаться более сильным второй из рефлексов. Тогда получится обратный результат — выявится второй рефлекс, а первый окажется затушеванным.

Наконец, может быть такой случай, когда сила и продолжительность раздражения двух рефлексогенных полей окажутся более или менее равноценными и для центральной нервной системы возникнут одновременно условия для возбуждения и торможения различных очагов центральной нервной системы в равной мере. Результатом этого может быть либо полное аннулирование обоих рефлекторных ответов — оба рефлекса окажутся взаимно исключенными, либо крайне ослабленное выявление обоих рефлекторных актов — оба рефлекторных акта будут выражены, но ослаблены. Это может повести к тому, что перевес возьмет третья,

побочная группа мышц, равно вовлеченная в оба рефлекса, и ответное ослабленное движение примет совершенно новую форму.

Например, представьте себе такой случай. Вы наносите на подошвенную область правой конечности сильный болевой раздражитель. Результатом этого должен явиться сильный сгибательный рефлекс правой конечности и сильный разгибательный рефлекс левой конечности. Левая конечность принимает на себя тяжесть тела, а правая конечность может быть свободно поднята кверху.

Нанесение такого же сильного раздражения на левую подошвенную область должно вызвать противоположный рефлекс, т. е. флексорный рефлекс слева, а экстензорный — справа. Тяжесть тела будет перенесена на правую конечность, а левая выполнит свободно флексорный рефлекс. Раздражаете вы обе подошвенные области — рефлексы сталкиваются. Мы видим с обеих сторон ослабленную флексию. Результатом этого явится совершенно новая форма движения. Таз животного должен будет опуститься. Получится вместо поднятия конечности приседание на корточки. Значит, мыслимо, что при столкновении антагонистических рефлексов либо окажется победителем один рефлекс, либо другой, либо они оба окажутся ослабленными, результатом чего явится новая форма рефлекторной деятельности.

Возможен, наконец, еще один случай: именно оба антагонистических рефлекса будут вступать в действие поочередно, и будут обнаруживаться альтернирующие, попеременные движения, т. е. побеждать будет то правая, то левая сторона. Мы получим попеременную флексию правой и левой конечностей и попеременную экстензию левой и правой конечностей. В результате этого получится альтернирующая ритмическая деятельность. Такого рода возникновение ритмов иногда удается очень легко демонстрировать на спинальном препарате. Значит, мы видим в данном случае возникновение ритмической и переменной деятельности как результат действия равномерно падающих на центральную нервную систему раздражений, как результат конфликта возбуждения и торможения.

3. Возьмем еще один случай возникновения ритмов, основанный на совершенно другом механизме. Этому механизму в последнее время придается довольно большое значение. Мы знаем, что афферентные волокна, входя в центральную нервную систему, дают много коллатералей, которые заканчиваются у различных двигательных клеток.

Можно себе представить, что внутрицентральные отростки афферентных волокон, добирающиеся до различных двигательных клеток, имеют относительно различную длину, и, следовательно, путь, начавшийся от какого-нибудь рецепторного поля и сначала совершенно общий для всех двигательных элементов, в конце концов оказывается расщепленным, и волна возбуждения, для того чтобы докатиться до первой, второй, третьей двигательных клеток, должна пройти различные внутрицентральные пути. Результатом этого может явиться некоторое запаздывание возбуждения одних двигательных клеток по отношению к другим. Одни получат раздражение раньше, чем вторые, вторые раньше третьих и т. д. Если по чувствительному нерву протекает серия импульсов, как, скажем, мы это имеем при тетанизации чувствительного нерва, то мы получим условия для того, чтобы отдельные двигательные клетки и связанные с ними мышечные группы вступили последовательно в деятельность. Еще резче расчленение одиночного импульса в последовательную серию может быть выражено в нервных стволах, содержащих афферентные волокна с различной скоростью проведения (рис. 12). При повторном следовании импульсов может получиться такая картина, что сократится одна группа

мышц, вслед за ней антагонистическая, затем опять первая группа, затем опять вторая группа и т. д., потому что импульсы будут падать последовательно, отставая друг от друга. Наступающая в каждой группе в связи с протекающим возбуждением рефракторная фаза поведет к трансформации ритма раздражения в новый ритм. В некоторых случаях ритмической деятельности имеет место, по всей вероятности, именно этот механизм.

4. Разбирать отдельные частные случаи рефлекторных деятельностей в настоящем курсе мне представляется излишним. Для вас, конечно, понятно, что для того, чтобы получить полную ясную картину деятельности всей центральной нервной системы и оценить всю двигательную работу мышечного аппарата, необходимо каждый рефлекторный акт детально проанализировать. Такая работа в настоящее время проделывается. Берут целый ряд хорошо выявившихся спинальных рефлексов, всегда правильно, регулярно получающихся в ответ на определенные раздражения тех или иных рефлексогенных полей, и подвергают тщательному анализу деятельность мускулатуры, т. е. стараются выяснить, как распределяются торможение и возбуждение в условиях симультанной координации, как именно распределяются возбуждение и торможение в последовательной координации, как складываются условия для возникновения ритмической деятельности. Такой тщательный анализ каждого рефлекторного акта представляет собою сложную, большую работу. Эта работа проводится, но излагать в общем курсе детально каждый отдельный рефлекс нет необходимости. Важно показать те основные принципы, которые лежат в основе координационного акта.

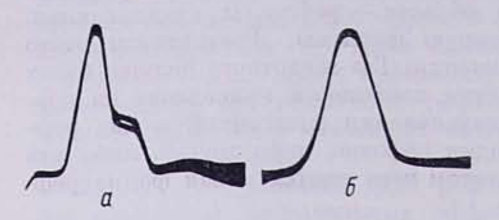


Рис. 12. Осциллографическая запись однофазных потенциалов действия при одиночном раздражении смешанного (*а*) нерва и нерва, состоящего из однородных волокон (*б*). (По Эрлангеру).

Второй зубец на кривой (*а*) обусловлен отставанием импульса в части волокон.

Мы видим с вами, что уже один спинной мозг за счет тех функциональных свойств и тех морфологических особенностей, которыми он обладает, может обеспечить довольно сложные формы координации, которые выражаются в первую очередь в согласованном ответе мускулатуры в каждый данный момент, затем правильном последовательном использовании деятельности отдельных мышечных групп, создании попеременной ритмической деятельности и т. д.

5. Нам нужно остановиться еще на одном моменте, который является очень важным для всякой координированной и целесообразной деятельности двигательного прибора.

Оказывается, что у спинального животного, обладающего одним только спинным мозгом или даже только частью спинного мозга, уже имеются налицо и могут быть наблюдаемы все те сложные координационные отношения, о которых я только что говорил: могут возникать рефлексы, которые поведут к защите той или иной части тела от падающего на нее разрушительного раздражения; могут быть выявлены рефлексы, которые поведут к изменению позы организма или выявлению нового положения конечностей; может быть выполняема ритмическая попеременная деятельность, которая характеризует некоторые формы рабочих движений и локомоторную деятельность. Действительно, если вы получаете ритми-

ческую попеременную деятельность четырех конечностей, в определенном порядке протекающую, то это и есть тот механизм, который лежит в основе ходьбы, бега, плавания.

Но вам должно быть понятно, что вся эта координационная машина не может привести к сколько-нибудь продуктивной работе, если нет подходящего исходного фона. Представьте себе, что весь рефлекторный аппарат в целом — спинной мозг с приводящими нервами и с отводящими от него двигательными нервами и мускулатурой — находится в состоянии полной атонии: мускулатура вся расслаблена, дрябла, как тряпка. Исходя из этого основного фона, вы можете вызвать мускулатуру к деятельности путем нанесения раздражений. Вы получите все те рефлексы, о которых мы говорили, получите описанные координационные отношения. Но думать, что это есть фон нормальный, физиологический, никоим образом нельзя. Вместо ходьбы вы получите в лучшем случае ползание, а может быть, только перебирание конечностями.

Мы знаем, что обычно, нормально, у всякого здорового организма мускулатура находится в состоянии известного напряжения, в результате чего все части тела удерживают какое-то определенное положение. Они не являются просто дряблыми, расслабленными, а находятся в состоянии известного тонуса. Это удержание каких-то определенных положений, характеризующих нормальное животное, свидетельствует о том, что имеется не только какой-то постоянный тонус мускулатуры, но и какое-то определенное распределение этого тонуса.

Дальше нам понятно, что для выполнения таких двигательных актов, как ходьба, требуется непременно известное исходное положение. Человек не может ходить, если у него мускулатура предварительно не приведена в состояние достаточного тонуса и тело не ориентировано нормально в пространстве. Представьте себе, что вся мускулатура расслаблена. Человек должен свалиться в силу действия тяжести и лежать на земле или сидеть в каком-нибудь неестественном положении, — конечности будут согнуты как попало. Ходить вы можете только после того, как встанете на ноги, поднимите тяжесть тела на экстензированных конечностях. В конечностях создается положение экстензорного тонуса, который будет противодействовать силе тяжести и заставит туловище и голову держаться на известной высоте. Это обязательное исходное положение для всякого локомоторного акта на твердом основании. Конечно, плавать человек может с меньшим тонусом и с менее определенным распределением тонуса, потому что там вы имеете дело с равномерной жидкой средой, в которой будут проводиться определенные движения.

6. Оказывается, что определенная минимальная степень тонуса мускулатуры может быть осуществлена уже за счет деятельности спинного мозга на основе тех проприоцептивных и экстероцептивных импульсов, которые приносятся к спинному мозгу различными афферентными нервами. Но этот спинномозговой тонус очень слабый, и практически мускулатура спинальных животных является обычно сравнительно дряблой, расслабленной. Однако вы можете у этих спинальных животных получить так называемые тонические рефлексы, очень отчетливо выраженные, вы можете наблюдать более или менее длительное и сильное напряжение мышц. Определенный рефлекторный акт, начавшись тем или иным фазическим движением, дает изменение положения конечностей и может повести к временному приведению конечностей в новое положение. Вы получаете сильное длительное последействие рефлекса, в результате которого конечности надолго остаются в том положении, какое они заняли благодаря новому двигательному акту. Для того чтобы конечности вернулись

в исходное положение, вы должны или ждать очень долгое время или же нанести какое-нибудь новое раздражение, которое вызовет антагонистический рефлекс. Тогда это новое раздражение, путем торможения предыдущего рефлекса, выведет конечности опять в первоначальное исходное положение.

Такие затяжные тонические рефлексы могут осуществляться за счет спинного мозга. У собак с перерезанным на уровне L_3 спинным мозгом можно на задних конечностях видеть и фазические рефлексы, и тонические, являющиеся следствием удлиненного последействия фазического рефлекса.

7. Совершенно другую картину мы обнаруживаем, когда у животного наряду со спинальным прибором имеется вышестоящий отдел центральной нервной системы, а именно область продолговатого мозга и четверохолмия. Участие продолговатого и среднего мозга ведет к возникновению своеобразного состояния мускулатуры, которое характеризуется словами «децеребрационная ригидность». Название «децеребрационная» дали этой ригидности на том основании, что в особенно резкой степени это явление выступает тогда, когда мы срезаем головной мозг по передней границе четверохолмия. Таким образом, промежуточный мозг, стриарное тело и большие полушария головного мозга оказываются удаленными и у животного остается только стволовой отдел. Наличие мозжечка для возникновения децеребрационной ригидности не обязательно. Он может быть удален или оставлен, и от этого дело существенным образом не меняется. Эта децеребрационная ригидность, во-первых, выражается в том, что мускулатура приходит в состояние крайнего напряжения, — все мышцы представляются в форме напряженных эластических жгутов. Во-вторых, распределение этого тонуса неравномерно. Он преобладает в экстензорных группах мышц, все конечности сильно вытянуты и напряжены, как палки; сильно напряжена дорзальная часть спинной и шейной мускулатуры. Результатом этого является удержание головы в приподнятом положении. Если вы такое децеребрированное животное ставите на пол, то оно отлично может стоять. Оно стоит на совершенно вытянутых конечностях почти нормально, но акт стояния несколько усилен по сравнению с нормой и носит характер карикатуры на стояние. Конечности чрезмерно вытянуты, голова сильно приподнята, хвост вытянут вдоль тела, и животное удерживает это положение. Его нужно только уравновесить, потому что удерживать равновесие оно в первые часы после децеребрации не может. Но если вы его уравновесите, придадите правильное положение центру тяжести, то животное будет стоять в силу того, что мускулатура обладает постоянным экстензорным тонусом. В случае нарушения равновесия животное падает, почти не меняя взаимного расположения частей тела.

Если вы проводите второй разрез по средней трети продолговатого мозга, то вы видите, что голова падает вниз, туловище оседает, ноги сгибаются, и вы получаете дряблую мускулатуру, которая никакого повышения тонуса не обнаруживает. Следовательно, нужно рассматривать децеребрационную ригидность как какой-то специальный акт, осуществляющийся за счет деятельности передней части продолговатого и среднего мозга. Шеррингтон, впервые это явление описавший и изучивший, рассматривает его как универсальный тонический рефлекс, охватывающий всю мускулатуру и выражающий собою рефлекторный акт стояния.

Это первый случай комплексного вовлечения всей мускулатуры в общий двигательный акт, который характеризует собою определенную позу

(стояние) и создает исходный фон для локомоторных и рабочих движений.

Шеррингтон показал, что этот универсальный тонический рефлекс, выражающийся в форме децеребрационной ригидности, имеет своим исходным началом проприоцептивные показания и вообще чувствительные показания, идущие от периферических частей тела. Если перерезать задние корешки, соответствующие какой-нибудь конечности, т. е. деафферентировать одну из конечностей, то такая деафферентированная конечность в децеребрационной ригидности участия не принимает, — она остается дряблой, расслабленной, в то время как остальные части тела обнаруживают резкую ригидность.

На основании этого Шеррингтон сделал заключение, что в данном случае речь идет о рефлексе на импульсы, которые исходят из самой участвующей конечности. Но мало того, чтобы были эти чувствительные показания, мало того, чтобы было возможно переключение их на двигательный прибор (каковое осуществлено и в спинном мозгу), — требуется участие более высокой рефлекторной дуги, дуги второго этажа, проходящей через средний мозг.

Дальнейших деталей о механизме возникновения децеребрационной ригидности мы в настоящее время еще не знаем. Вам ясно, что того, о чем я говорил, еще далеко не достаточно для понимания децеребрационной ригидности. Нам необходимо более тщательно изучать внутрицентральные отношения и то, что происходит на периферии. Мы должны точнее знать, какие именно импульсы, идущие с периферии, являются толчком для возникновения этой децеребрационной ригидности. Вероятно, доминирующую роль играют проприоцептивные показания со стороны мышц, сухожилий и суставных связок.

8. Если вы заставляете такое децеребрированное животное менять позу, т. е. вызываете частичное изменение взаимного положения частей, то это ведет к усилению децеребрационной ригидности. Характерным для децеребрационной ригидности является своеобразное напряжение мышц, которое позволяет характеризовать их как эластические тела. Всякий, кто имеет дело с децеребрированным по указанному уровню животным, может убедиться, что действительно всякая попытка вывести конечности из принятого положения встречает очень резкое сопротивление. Если вы деформировали конечность, насильственно вывели ее из исходного положения, то деформированная конечность снова возвращается в исходное положение. Отчетливо выражено стремление вернуться в исходное положение, выровнять всякую деформацию и восстановить типичную для децеребрационной ригидности картину расположения частей тела. Такую форму тонической деятельности мышц, которая выражается в резком противодействии деформации и тенденции быстро восстанавливать исходное положение, Шеррингтон обозначил словом «контрактильный» (сократительный) тонус. Тут имеет место постоянное стремление мышц сохранять определенную длину, вести себя как эластическое тело. Эта форма тонической деятельности представляет собою универсальный рефлекс, осуществляющийся за счет продолговатого и среднего мозга. Вам понятно, что этот сложный универсальный рефлекс представляет собою очень существенное приобретение по сравнению с тем, что обеспечивает один спинной мозг. Этот сложный рефлекс обеспечивает возможность акта стояния. Но если вы долго присматриваетесь к такому животному, то вы увидите явно нелепую картину. Оказывается, что этот акт стояния осуществляется независимо от того, какое положение занимает животное в пространстве. Вы можете опрокинуть животное на

спину, и тем не менее оно сохраняет конечности вытянутыми. Вы можете положить его на правый или левый бок, и оно сохраняет резко вытянутые конечности. Имеется какое-то стремление сохранить постоянство позы независимо от того, как животное ориентировано в пространстве.

Изучение децеребрационной ригидности на ряде животных показывает, что распределение контрактильного тонуса по типу «стояния» не является абсолютно обязательным. Существенным и обязательным является «контрактильный» тонус, т. е. прочная фиксация частей в определенном положении, резкое противодействие попыткам вывести из этого положения и быстрое восстановление исходного положения после насильственного его нарушения. Что же касается распределения тонуса, то оно оказывается различным в зависимости от эволюционного прошлого данного вида и характерным для каждого вида. Так, у лазающих обезьян в кисти фиксированным является флексорное положение, рефлекс цепляния, — децеребрированное животное может десятками минут удерживать свое тело подвешенным на кистях четырех, двух или даже одной конечности. У антропоидов в задних (нижних) конечностях имеется экстензорная фиксация (стояние на двух ногах), а в передних (верхних) флексорная и аддукторная, рефлекс хватания и удерживания. В этом отношении очень интересно отметить, что Аствацатуров объяснил как децеребрационную ригидность, с характерным для приматов распределением тонуса, явления контрактуры у людей с половинным параличом тела на почве корковых поражений: нижняя конечность является фиксированной в разгибательном положении, локоть полуфлексированным, кисть флексированной. При нерезкой контрактуре кисти прикосновение к ладони ведет к сильнейшему и длительному сокращению флексорных мышц.

Оценивая биологически децеребрационную ригидность, мы должны сказать, что она представляет собою какую-то карикатуру на нормальные отношения, частный случай, фиксированный и требующий дальнейших коррективов. Мы находим корректив этого карикатуризованного акта стояния в следующих моментах. Всякое экстренное раздражение, нанесенное децеребрированному животному, может повести к ослаблению контрактильного тонуса и к возникновению тех или иных фазических, быстрых, коротких движений, которые обнаруживаются в той же форме, как у спинальных животных, а именно в форме всех тех рефлексов, о которых мы говорили до сих пор, — сгибательного, разгибательного и т. д. Все эти рефлексы могут быть вызваны у децеребрированного животного на фоне децеребрационной ригидности. В этих случаях мы видим, что под влиянием каждого нанесенного раздражения та или иная мышечная группа внезапно освобождается от контрактильного тонуса, от тонического напряжения и выполняет тот или иной координированный двигательный акт, причем в одних мышцах мы видим развитие быстрых тетанических сокращений, а в их антагонистах — полное расслабление и подчас удлинение.

9. Более сложный корректив к тонической деятельности мы обнаруживаем в тех случаях, если берем для изучения животное, сохранившее еще следующий отдел центральной нервной системы, именно область зрительных чертогов — thalami optici.

Здесь мы опять-таки имеем дело с повышенным тонусом, с тонусом более высоким, чем у нормального животного, но с тонусом совершенно новой формы: мы получаем картину так называемого пластического тонуса. Мышцы уже не представляют собою напряженных эластических тел, стремящихся выравнивать всякую деформацию, а наоборот, они ведут себя как пластическая масса, т. е. хотя и оказывают деформации извест-

ное небольшое сопротивление, но не обнаруживают никакой тенденции выровнять деформацию. Результатом этого является то, что, застав животное в каком-нибудь положении, вы можете пассивно изменить положение конечностей, придать той или иной части тела новое положение, и животное сохраняет ту позу, которую вы придали ему. Вся мускулатура впадает в такую степень пластичности, что вы можете животному придать любую позу, естественную и неестественную, конечно, не ломая и не повреждая его конечностей, и любое такое положение животное будет сохранять. Придется, конечно, уравновесить, распределить центр тяжести так, чтобы животное не падало. Но если вы создадите равновесие, то животное будет удерживать любое положение. Вся его мускулатура в большей или меньшей степени охвачена такой пластичностью.

Как понять эту пластичность? Опять-таки заслуга обнаружения и оценки пластического тонуса, а также выяснения условий его возникновения принадлежит Шеррингтону. Именно Шеррингтон впервые обнаружил это состояние у животных при перерезке центральной нервной системы по передней границе таламической области. Он сначала описал его как «каталептоидный рефлекс». Каталепсия, как вам известно, представляет собою один из симптомов, который мы обнаруживаем при некоторых формах нервных заболеваний, при некоторых отравлениях (рис. 13), при гипнозе, несмотря на полную целость центральной нервной системы. Есть определенные группы нервнобольных, которые периодически впадают в такое каталептоидное состояние. Этот симптом характеризуется своеобразным состоянием мышц, именно восковидной сгибаемостью (flexibilitas cerea). Можно из человека буквально лепить фигуры, придавая ему различные позы, и он эти позы сохраняет. Начав произвольное движение, он вдруг останавливается в новой позе и десятками минут, а иногда и часами может стоять в этой позе, как статуя.

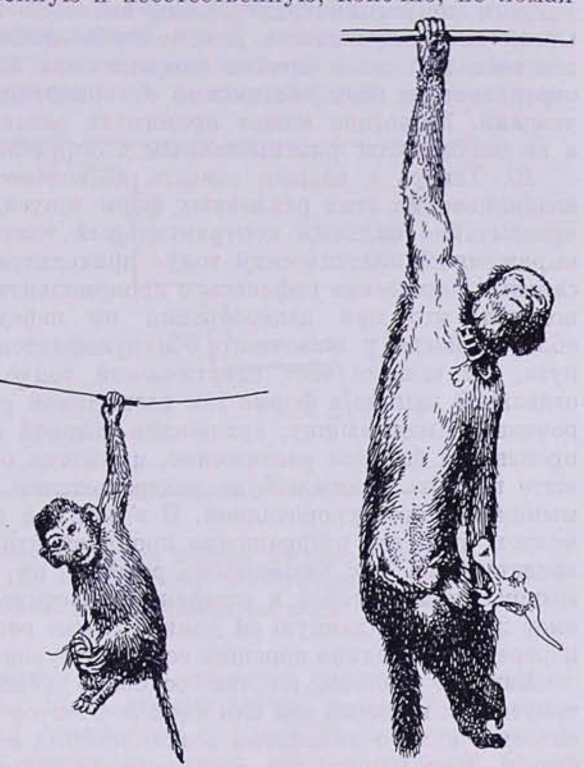


Рис. 13. Каталепсия, вызванная бульбокапнином у молодой и взрослой обезьянок. (По Рихтеру).

Животное висит десятками минут на одной передней конечности, со связанными остальными тремя.

Шеррингтон обнаружил, что такое каталептоидное состояние наступает при децеребрации по передней границе таламической области. Он назвал его каталептоидным рефлексом. Его заслугой является то, что он истолковал это состояние как рефлекс с проприоцептивных приборов; он выяснил, что те же проприоцептивные аппараты, которые вызывают

цепные рефлексы и рефлекс децеребрационной ригидности, вызывают и этот рефлекс пластического тонуса.

Мы имеем, следовательно, наслаивание одного на другой трех тонусов: спинального в форме более или менее затяжного тонического последействия фазических рефлексов, бульбарного рефлекторного контрактильного тонуса и таламического рефлекторного пластического тонуса. Понятно, что приобретение пластического тонуса и подавление пластическим тонусом тонуса контрактильного является в высшей степени важным. Организм освобождается уже от необходимости непрерывно удерживать все свои мышцы в крайне напряженном состоянии и сохранять строго определенную позу независимо от ориентации в пространстве и других условий. Животное может принимать различные позы и сохранять их, а не оказывается фиксированным в определенном положении.

10. Теперь я должен сказать несколько слов относительно условий возникновения этих различных форм тонуса. Мы видим с вами, что как чрезвычайно сильный контрактильный тонус, так и чрезвычайно резко выраженный пластический тонус приходится рассматривать как универсальные тонические рефлексы с проприоцептивных приборов. Шеррингтон показал, что при децеребрации по передней границе таламической области, когда у животного обнаруживается картина пластического тонуса, вы можете этот пластический тонус констатировать на каждой отдельной мышце в форме так называемой реакции на удлинение и укорочение. Имея мышцу, сухожилие которой отпрепарировано, вы можете произвести быстрое растяжение, и мышца остается удлиненной. Вы можете вызвать каким-нибудь раздражителем сокращение этой мышцы, и мышца остается укороченной. И в том и в другом случае исходным моментом является раздражение проприоцептивных аппаратов. На рис. 14 представлены так называемые реакции на удлинение и на укорочение мышцы, находящейся в состоянии пластического тонуса; мышца сохраняет любую приданную ей длину. Такая реакция пропадает, как только перерезаются задние корешки соответствующих сегментов спинного мозга.

Как же понять, на чем основано возникновение различных форм тонуса при наличии той или иной рефлекторной дуги? Прежде всего относительно самого механизма возникновения пластического тонуса на периферии. Как понять это состояние, что́ оно собою представляет? Надо сказать, что в этом отношении у нас пока мало данных, но есть попытка объяснить это дело с точки зрения коллоидной химии — попытка, сделанная Лангелааном. Его точка зрения является наиболее вероятной. Он представляет себе пластический тонус как результат измененного связывания воды коллоидами мышц. Это должно сопровождаться изменением мышечного тургора и эластических свойств.

Им же была высказана мысль, что пластический тонус есть результат воздействия на мышцу симпатических нервных волокон, иннервирующих скелетную мускулатуру. Вы узнаете из дальнейших лекций, что в настоящее время установлен факт существования двойной иннервации поперечнополосатых мышц, а именно моторной и акцессорной, причем акцессорная иннервация имеет симпатическое происхождение. Первая попытка выяснения роли симпатической иннервации поперечнополосатых мышц исходила из предположения, что n. sympathicus обусловливает собою тонус скелетной мускулатуры, что мышечный тонус есть результат симпатической, а не соматической иннервации, что двигательной соматической иннервацией вызываются только быстрые вздрагивания и образующиеся из них путем слияния тетанусы, а тоническая деятельность обусловлена n. sympathicus.

11. Для того чтобы в этом сложном вопросе разобраться, нужно припомнить, что под словами «тоническая деятельность» мы подразумеваем самые разнообразные формы деятельности, которые имеют конечным выражением длительное сокращение мышц. Если вникнуть в то, что в отдельных случаях обозначается словами «тоническая деятельность» и «мышечный тонус», то вы увидите, что эти термины понимаются поразному. Сравните случай спинального тонического рефлекса у животного (собаки или кошки) с перерезанным поперек спинным мозгом. Вы имеете дело с чисто спинальной рефлекторной дугой задних (или нижних) конечностей. У спинального животного путем нажатия на лапу вы вызываете флексорный рефлекс одноименной и экстензорный рефлекс про-

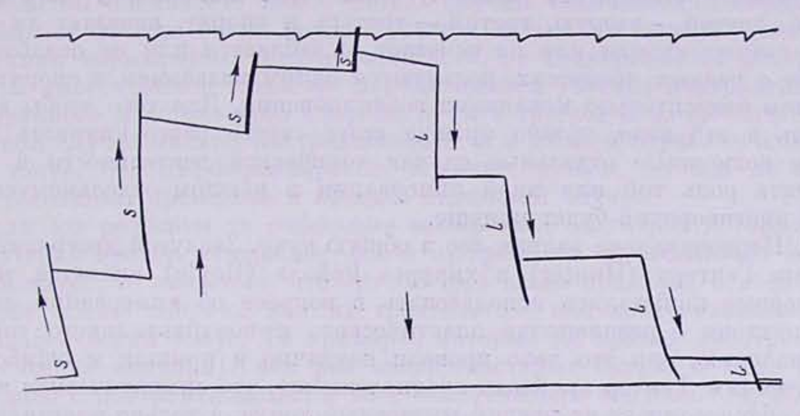


Рис. 14. Пластический тонус: реакция мышцы на укорочение (*s*) и удлинение (*l*). (По Шеррингтону. Из Фултона).

Стрелки — направления изменений приданной длины.

тивоположной конечности и видите подчас, что вновь принятое положение может быть надолго удержано. Вы в данном случае несомненно имеете дело с тоническим рефлексом; фазический рефлекс принял тонический характер. Он может длиться несколько минут, одна конечность будет оставаться согнутой, а другая вытянутой. В данном случае тонической деятельности вы имеете дело с длительным последействием фазического рефлекса.

Второй случай тонической деятельности, о котором мы сегодня говорили, — децеребрационная ригидность — универсальный тонический рефлекс, выражающийся в том, что мускулатура часами находится в состоянии сильного укорочения, причем мышцы должны быть охарактеризованы как эластические тела, обладающие высокой степенью упругости.

Опять-таки универсальная тоническая деятельность, возникающая в результате определенных поражений центральной нервной системы, это каталептоидное состояние. Тут вы имеете пластический тонус, при котором опять-таки вся мускулатура несомненно находится в состоянии длительного упорного сокращения. Но она должна быть отнесена к группе пластических тел: она допускает любую деформацию и любую деформацию сохраняет. Это состояние может быть вызвано при помощи фармакологических средств, может возникнуть при известных психических заболеваниях, в определенной стадии гипноза. Наконец, такое же каталептоидное состояние имеет место как нормальное физиологическое явление у некоторых беспозвоночных животных (членистоногих). На какое-

нибудь внезапное раздражение животное отвечает тем, что впадает в состояние, которое по своему внешнему проявлению вполне аналогично каталептоидному состоянию. Вы можете из этого животного лепить какие угодно фигуры, и оно эти позы сохраняет.

Значит, мы имеем дело с тремя несомненно нормальными физиологическими явлениями, которые обусловлены различными механизмами, возникают в различных условиях, но все носят характер тонической деятельности и обозначаются словом «тонус».

Если мы не будем разбираться в том, о каком тонусе идет речь и о чем мы говорим, мы можем впасть в очень большие противоречия. И в такие противоречия впадают. Один берет для оценки одну форму тонуса, другой — вторую, третий — третью, и спорят, исчезает ли тонус после симпатэктомии или не исчезает, ослабляется или не ослабляется. Говоря о разных процессах, пользуются одним названием и спорят друг с другом относительно механизма возникновения. Для того чтобы внести ясность в это дело, нужно прежде всего строго разграничивать эти и другие возможные отдельные случаи тонической деятельности и точно выяснить роль той или иной иннервации в каждом отдельном случае. Тогда противоречий будет меньше.

12. Первоначально валили все в общую кучу. Заслугой австралийского анатома Гентера (Hunter) и хирурга Ройела (Royle) является то, что они первые попытались использовать в вопросе об иннервации данные Шеррингтона о расчленении пластического и контрактильного тонусов. К сожалению, они это дело провели неудачно и пришли к ошибочным заключениям. Гентер высказал предположение, что симпатическая иннервация обусловливает не всякий мышечный тонус, а только пластический; контрактильный же обязан своим возникновением моторной соматической иннервации. Гентер пошел еще дальше. Он предположил, что аппараты, участвующие в осуществлении двух видов тонуса, должны быть признаны от начала до конца различными; что среди афферентных волокон, идущих от периферических органов, в частности среди проприоцептивных волокон, идущих от двигательных приборов, мы должны усматривать две группы: более толстые волокна, которые связаны с соматической двигательной иннервацией и обусловливают фазические движения мышц, т. е. короткие, быстрые движения мышц, а также контрактильный тонус, и более тонкие афферентные симпатические волокна, которые связываются в спинном мозгу с симпатическими эфферентными волокнами и через них осуществляют пластический тонус. Следовательно, имеются две совершенно раздельные рефлекторные дуги от начала до конца. Мало того, в самой скелетной мышце, по мнению Гентера, основанному на гистологических данных Кульчицкого, должны быть признаны два типа сократительных волокон, из которых одни иннервируются соматическими, а другие — симпатическими нервными волокнами. По взгляду Гентера, последним свойственно сохранять ту длину, которую мышца приобретает при сокращении.

Это толкование, конечно, совершенно неверно. Оно основано на ряде ошибочных предпосылок. Когда мы наблюдаем животных после той или иной операции на центральной нервной системе, мы действительно в некоторых случаях в очень резкой форме констатируем разницу между контрактильным и пластическим тонусами. При условии различной децеребрации картина может быть настолько резко выражена, что ничего не стоит демонстрировать пластический тонус и децеребрационную ригидность. Каждый может уловить разницу между ними. Но нужно сказать, что как бы резко ни был выражен контрактильный тонус, у этого же

животного в определенных мышечных группах, в определенные моменты вы можете обнаружить зачатки пластического тонуса; он не абсолютно отсутствует. Если вы имеете животное с чрезвычайно резко выраженной каталепсией, с состоянием резко выраженного пластического тонуса, то в некоторые моменты при определенных условиях вы можете обнаружить явления контрактильного тонуса. Таким образом, переход от одной формы тонуса к другой возможен всегда. В зависимости от того, как вы нанесете раздражение, вы получаете картину тонуса пластического или контрактильного. Эти два состояния взаимно переплетаются, взаимно дополняют друг друга и приобретают только при известных условиях резкое преобладание друг перед другом.

Когда вы оцениваете какой-нибудь случай тонической деятельности, вам бывает иногда очень трудно решить, с чем вы имеете дело. При испытании нормального тонуса животного, не подвергшегося децеребрации, вы имеете дело с таким же параллелизмом участия контрактильного и умеренного пластического тонусов, и вы с трудом можете сказать, что в данном случае налицо контрактильный, а в данном случае — пластический тонус. Эта дифференцировка, конечно, нужна, но она не может быть абсолютно проведена в каждом отдельном случае.

Если мы разберем те отдельные конкретные примеры, которые взял за критерий Гентер, утверждая, что n. sympathicus обусловливает пластический тонус, то окажется, что это как раз такие примеры, относительно которых можно спорить, как их трактовать — как контрактильный или как пластический тонус. Те примеры, которые он привел (контрактуры, спастические явления), как раз свидетельствуют скорее о том, что он имел дело с контрактильным, а не с пластическим тонусом. Он, по-видимому, понимал слово «пластический тонус» иначе, чем Шеррингтон, Лангелаан и др.

Гентер отстаивает свое положение на основании утверждения, что иссечение симпатической цепочки на одной половине тела, в одной четверти тела или перерезка rami communicantes, отходящих от симпатической цепочки к нервам одной из конечностей, ведет к тому, что явления пластического тонуса на этой конечности выпадают. Это утверждение неверно само по себе. Мне пришлось самому работать в этом направлении, пришлось производить иссечение n. sympathicus для изучения нарушений тонуса. Сказать, что перерезка симпатических волокон устраняет пластический тонус, я никоим образом не могу. Все явления пластического тонуса в отчетливой форме получаются на симпатэктомированном животном. Пластический тонус может возникать под влиянием одной моторной иннервации, без всякого участия n. sympathicus. Это особенно отчетливо выступило в опытах Сумбаева, при которых частичная симпатэктомия сопровождалась децеребрацией по передней границе thalami optici. Симпатэктомированная конечность всегда давала пластический тонус, не менее выраженный, чем в конечностях контрольных. Так как при этой постановке опыта не исключена была возможность возникновения пластического тонуса в результате рефлекторной секреции адреналина, Зимкина и Панкратов повторили эти опыты, но после предварительной экстирпации надпочечников. Несмотря на отсутствие адреналина в крови и симпатической иннервации одной конечности, последняя давала картину пластического тонуса, мало отличавшуюся от тонуса контрольных конечностей.

13. Однако возникает следующий любопытный вопрос: имеет ли все же n. sympathicus какое-нибудь отношение к тонусу, и пластическому тонусу в частности, или нет? Мне могут бросить упрек в том, что я отрицаю роль

n. sympathicus в тонической деятельности. В действительности я только утверждаю, что ни одну из форм тонической деятельности нельзя свести целиком к влиянию n. sympathicus. Такое полное перенесение тонической деятельности на симпатическую иннервацию требует двух основных предпосылок. Требуется, чтобы удаление n. sympathicus сопровождалось полным выпадением или тонической деятельности вообще, или каких-нибудь определенных форм ее в частности, допустим пластического тонуса. Во-вторых, требуется, чтобы раздражение одного симпатического нерва без наличия моторной иннервации привело к возникновению того функционального состояния, которое мы характеризуем словом «тонус». Ни того, ни другого мы не видим. Без моторной иннервации ни о каком тонусе речь идти не может: этого тонуса не существует. Выключение симпатических волокон тонуса не устраняет, раздражение их никаких тонических сокращений не вызывает.

Однако n. sympathicus при этом играет очень существенную роль. Обратимся прежде всего к вопросу о пластическом тонусе. Как я упоминал, этот пластический тонус является чрезвычайно резко выраженным и создает картину отчетливого универсального каталептоидного состояния всего организма при условии децеребрации по передней границе таламической области. Чрезвычайно интересно, что это состояние повышенного пластического тонуса требует наличия таламической области. Мы в настоящее время имеем целый ряд совершенно бесспорных доказательств, что именно ядро гипоталамуса, так называемый tuber cinereum, представляет собою высший центр симпатической нервной системы — очаг, из которого вся симпатическая нервная система может быть приведена в действие. Вместе с тем оказывается, что наличие таламической области является чрезвычайно важным, чтобы тонус принял характер пластического тонуса. По-видимому, n. sympathicus какое-то отношение к этой форме тонуса имеет.

Для того чтобы разобраться в этом деле, нужно отчетливо уяснить себе разницу в двух влияниях нервных волокон на скелетную мускулатуру, которые я очень резко расчленяю. Без этого расчленения разобраться в вопросе, с моей точки зрения, совершенно невозможно. Нужно строго различать влияния «тономоторные» и влияния «тонотропные».

Под влиянием «тономоторным» мы понимаем влияние, которое вызывает непосредственно тоническое сокращение мышц, создает состояние известного тонуса. Если этих тономоторных нервов нет, должна выпасть тоническая деятельность. Мы должны сказать, что в отношении нормальной скелетной мышцы таким тономоторным свойством, способностью вызывать тонус, обладают только моторные нервы. N. sympathicus ни в одной скелетной мышце тонических сокращений не вызывает. До настоящего времени все попытки вызвать раздражением n. sympathicus тоническое сокращение привели к отрицательным результатам. И наоборот, после перерезки симпатического нерва вы всегда обнаруживаете наличие большего или меньшего тонуса. Между нормальной и симпатэктомированной мышцей обнаруживается, однако, определенная разница в степени тонуса. Я объясняю это тем, что n. sympathicus создает условия, при которых тонический импульс, пришедший по моторному нерву, с большей или меньшей легкостью вызывает тоническое сокращение мышц. N. sympathicus создает благоприятную почву для выявления тонической деятельности. Этот род влияния мы называем «тонотропным». Способность симпатического нерва создавать такие условия, при которых под влиянием моторных нервов возникает пластический тонус, резко бросается в глаза. В этом отношении мы имеем прямые доказательства

в опытах, которые были у нас в лаборатории проделаны Лебединским и Стрельцовым. Как известно, в весеннее время у лягушек в отчетливой форме выявляется обхватывательный или обнимательный рефлекс. Самец лягушки обхватывает самку. Это составляет часть полового акта, и возбудимость нервной системы так специализирована, так повышена в этот весенний период, что достаточно погладить грудь или внутреннюю поверхность предплечий у самца лягушки, чтобы вызвать обхватывательный рефлекс. Особенно резко этот рефлекс получается у лягушек без больших полушарий. Децеребрированный самец может любой предмет зажать своими лапками, может повиснуть на пальце и висеть. Речь идет о длительном сокращении мускулатуры в продолжение многих часов.

Если вы в этот период берете лягушку, разрушаете центральную нервную систему и после этого раздражаете моторный нерв передней конечности, вы получаете при раздражении прерывистым индукционным током обычные тетанические сокращения, длящиеся все время, пока вы раздражаете нерв. По прекращении раздражения мышца приходит к прежней длине.

Если вы параллельно с раздражением моторного нерва раздражаете g. stellatum — симпатический узел, посылающий волокна к мышцам передней конечности, то вы получаете в мышцах пластическое состояние, переход эластического тела в пластическое; выражается это в том, что после всякой деятельности мышца остается сокращенной на долгое время, пока вы механически не выведете ее из этого положения. В этих случаях, если наносить тетанизирующее раздражение на моторный нерв, мышца проделывает нормальный тетанус, но по прекращении раздражения остается в укороченном состоянии. Вы при помощи n. sympathicus создаете такие условия, что мышца переходит из тела эластического в тело пластическое. Но создать самую деятельность n. sympathicus не может. Для того чтобы возник этот тонус, чтобы возникло укорочение мышцы, требуется участие моторного нерва.

Ошибка Гентера в толковании пластического тонуса заключалась в том, что он, во-первых, попытался совершенно изолировать этот пластический тонус от всяких других форм деятельности мышцы, а во-вторых, целиком хотел свести его к симпатической иннервации и даже допускал существование двух совершенно раздельных рефлекторных дуг и раздельных эффекторных приборов. Для этого никаких оснований нет. Но, как мы видели, из этой критики взгляда Гентера отнюдь не следует, что в возникновении пластического тонуса n. sympathicus не играет роли. В возникновении всякого тонуса, вплоть до атрофической контрактуры, n. sympathicus принимает участие, но участие «тонотропное», выражающееся в создании определенных благоприятных условий.

Для полноты развития моей точки зрения я остановлю ваше внимание еще на следующих фактах. Перерезка и повреждение моторного нерва, связанные с длительным параличом мышц, ведут к атрофии последних и к развитию поздних (через 7—8 месяцев или позже) контрактур. Конечности оказываются крепко фиксированными в определенном положении. Гентер и Ройел, Стил Стюарт и другие нейрохирурги показали, что в этих случаях иссечение симпатических узлов или перерезка rami communicantes ведет к ослаблению контрактуры. В работах Кунстман и Шендерова, Касумова, произведенных в моей лаборатории, обнаружилось, что если заранее сделать одностороннюю симпатэктомию, то развитие контрактуры после перерезки моторных нервов сильно запаздывает на этой стороне по сравнению с контрольной. Я рассматриваю контрактуры как реакцию перерожденной мышцы на химизм крови, а роль

n. sympathicus опять-таки является тонотропной. Впрочем, результаты вскрытия собак, над которыми проводили опыты Кунстман и Шендеров и Касумов, заставляют думать о возможности еще другого объяснения поздних контрактур. Именно, оказалось, что в очень поздний период (1—$1^1/_2$ года) после экстрадуральной перерезки передних корешков вся мускулатура конечностей атрофирована: мышцы имеют вид нежных, бледных, восковидно-желтых тяжей. Однако в области бедра на этом фоне выступают отдельные более или менее значительные пучки розовато-красных мышечных волокон. Количество их явно преобладало на стороне с сохраненной симпатической иннервацией. При осмотре перерезанных корешков обнаружилось, что проксимальные и центральные культи спаялись, и создалась полная возможность регенерации волокон.

Можно, следовательно, думать, что красноватые пучки мышечных волокон вокруг наиболее проксимального сустава (тазобедренного) представляют собою регенерированные молодые мышечные массы, а контрактура в области тазобедренного сустава могла являться результатом их некомпенсированного тонуса. В этом случае пришлось бы опять-таки признать отставание в регенеративном процессе и в развитии контрактильного тонуса симпатэктомированной стороны, что вполне согласуется с упомянутыми выше данными Волохова о регенерации чувствительных волокон.

14. Чтобы закончить вопрос о важнейших координационных механизмах, я должен привлечь ваше внимание еще к двум специальным группам раздражений, которые создают необходимый исходный фон для выполнения тех или иных деятельностей.

Мы с вами теперь знаем, что за счет проприоцептивных импульсов, идущих от самой мускулатуры и вообще от частей двигательного прибора, могут создаваться такие универсальные рефлексы, как, с одной стороны, рефлекс децеребрационной ригидности — контрактильный тонус, а с другой стороны, универсальный рефлекс пластического тонуса, обеспечивающий животному возможность подавлять контрактильный тонус и сохранять любое взаимное расположение членов.

Особенно важно, что как при наличии децеребрационной ригидности, так и при наличии каталептоидного состояния животное не оказывает никакого противодействия изменению ориентации тела в пространстве. Вы можете при определенной осторожности придать животному какое угодно положение тела в пространстве, и это положение животное сохраняет при пластическом тонусе. Кроме того, вы можете придать любое соотношение частям тела по отношению друг к другу, и эти соотношения сохраняются. Если вы берете животное, свободное от обоих этих состояний, значит, берете или нормальное животное, или животное таламическое, но уже по истечении большого промежутка времени от момента децеребрации, когда каталептоидное состояние в значительной степени сглаживается, то вы обнаруживаете еще ряд рефлекторных деятельностей, в известной части фазических, в известной же тонических, которые ведут, во-первых, к определенной ориентации животного в пространстве и, во-вторых, к удержанию каких-то определенных нормальных соотношений между частями тела.

Как оказывается, для возникновения этих специальных рефлекторных деятельностей требуется опять-таки существование, кроме спинного мозга, еще продолговатого и среднего мозга. Еще отчетливее эти рефлексы выявляются, если имеется налицо и промежуточный мозг (таламические животные). При наличии этих отделов мозга мы видим две группы рефлексов, из которых одни направлены на удержание постоянной ориен-

тации в пространстве, другие — на удержание определенных соотношений между частями тела. Необходимыми для этих рефлекторных деятельностей являются две группы рецепторов: с одной стороны, рецепторы лабиринтной части внутреннего уха, а с другой — проприоцептивные аппараты шейной мускулатуры и шейных сухожилий, именно тех групп мышц, которые связывают туловище с головой. Основная тенденция заключается в том, что животное ориентируется определенным образом в пространстве. Как одну из наиболее древних форм рецепторных приборов мы находим так называемые статические аппараты — аппараты, которые обусловливают определенную ориентацию в пространстве. Мы находим различные статоцистные приборы со статолитами в них у самых примитивных форм животных. Эти приборы очень резко выражены у членистоногих и у позвоночных. Эти рецепторы в первую очередь обеспечивают животному определенную ориентацию в пространстве.

У позвоночных такой статоцистно-статолитный аппарат мы находим, как часть лабиринтного аппарата внутреннего уха, в преддверии лабиринта.

Для позвоночных характерной является, как вы знаете, ориентация дорзальной поверхностью тела кверху, вентральной книзу. Для человека и для человекоподобных обезьян, ставших уже на две ноги, является нормальным вертикальное положение туловища и такое положение головы, при котором темя обращено кверху. Следовательно, основным является то, что ориентирована в пространстве определенным образом голова. Мы и должны сказать, что существенной характерной чертой этих лабиринтных рефлексов является определенная ориентация в пространстве головы, теменем кверху.

Теперь дальше. Для сухожильных проприоцептивных приборов, идущих от мускулатуры шеи, характерным является вызывание таких тонических рефлексов, которые обеспечивают симметричное и правильное положение туловища по отношению к голове и конечностей по отношению к туловищу.

Если мы займемся изучением реакций животного на изменение положения головы в пространстве, то вы увидите, что при всех изменениях естественного положения возникает ряд рефлексов, которые ведут к повороту головы и к возвращению ее в нормальное положение. Сначала возникает фазический рефлекс — поворот, который сопровождается тоническим рефлексом — удержанием принятого положения. Затем вы видите конкуренцию и синергизм между рефлексами, управляющими положением головы в пространстве, и рефлексами, управляющими взаимоотношением между туловищем и головой. В известных случаях это синергизм, а в некоторых — конкуренция. В нормальных условиях мы видим синергизм. Если мы кладем животное на спину или на бок и этим создаем такие условия, что голова оказывается повернутой теменем книзу, то животное в первую очередь поворачивает голову, восстанавливает нормальное положение головы. Это ведет к тому, что нарушается соотношение между положением головы и положением туловища: возникает перекручивание шеи вокруг той или иной оси. Оно ведет к новому рефлекторному акту, который восстанавливает симметричное прямолинейное направление туловища по отношению к голове. Если мы не опрокидываем животное, а перевертываем только одну голову и насильственно удерживаем ее, то вы можете видеть и известные случаи столкновения этих рефлексов. У животного при этом создается и неестественное положение головы, и неестественное соотношение между головой и туловищем, т. е. ему приходится или поддерживать такое положение, при котором нару-

шено правильное соотношение между головой и туловищем, или лечь и выровнять это нарушение, следуя за новой ориентацией головы в пространстве. При опыте с нормальным животным мы обнаруживаем у него способность правильно оценивать эти нарушения. Если вы, взяв нормальное животное за голову, поворачиваете, т. е. нарушаете и правильную ориентацию головы, и правильное соотношение между головой и туловищем, то такое животное допускает поворот головы, но не допускает опрокидывания тела. Имея два рода показаний — лабиринтные показания, свидетельствующие о нарушенной ориентации головы в пространстве, и сухожильные, свидетельствующие о нарушении положения головы по отношению к туловищу, животное оценивает эти два явления как нарушение положения головы и проявляет целый ряд сильных рефлекторных деятельностей, направленных к тому, чтобы удержать тело на четырех конечностях и не дать ему свалиться на сторону.

Если вы одну из этих групп раздражений исключаете, разрушив или отравив лабиринт, и после этого производите поворот головы по отношению к туловищу, придавая голове положение теменем вбок или книзу, то животное получает один род показаний за счет шейных мышц — о нарушении положения головы по отношению к туловищу, а выключенный лабиринтный прибор не дает указаний на то, что это нарушение обусловлено изменением ориентации головы в пространстве. Ответом на это является тенденция во что бы то ни стало удержать правильное положение головы по отношению к туловищу. Животное ложится на соответствующий бок. Всякая попытка повернуть голову обусловливает почти деревянное состояние шейной мускулатуры и сохранение правильной линии головы, шеи и туловища.

Эти две группы рефлексов чрезвычайно хорошо расчленяются, и мы в настоящее время умеем хорошо различать лабиринтные и сухожильные рефлексы и оценивать их значение для сохранения положения тела в пространстве и сохранения расположения частей тела по отношению друг к другу. Анализом этих рефлексов и правильным их истолкованием мы обязаны по преимуществу голландскому фармакологу Магнусу (Magnus) и его сотруднику де Клейну.

Несколько труднее разобраться в происхождении отдельных лабиринтных рефлексов. Как вы знаете, в вестибулярной части внутреннего уха мы должны рассматривать два раздельных аппарата: филогенетически более ранний статоцистный аппарат и филогенетически более поздний аппарат полукружных каналов. Эти два аппарата приводятся в действие различными способами, различными механизмами и обусловливают, по-видимому, отчасти и различную рефлекторную реакцию. Разобраться и ориентироваться точно, какие именно группы рефлексов обусловлены раздражением статоцистного прибора и какие раздражения полукружных каналов, является в настоящее время еще делом достаточно трудным, тем более что, по-видимому, обе рецепторные системы параллельно вовлекаются при известных условиях и совместно вызывают некоторые из рефлекторных реакций.

В нашем внутреннем ухе мы имеем этот же рецепторный аппарат для рефлексов ориентации в пространстве, но устроенный несколько сложнее. Мы имеем здесь филогенетически более древнюю часть, которая носит характер статоцистного прибора. Это преддверие лабиринта, состоящее из двух мешков — utriculus и sacculus. Стенка utriculus и sacculus покрыта плоским эпителием, специализированным на определенных участках, которые носят название maculae и снабжаются афферентными волокнами из вестибулярной ветви VIII черепного нерва. Здесь эпителий

становится цилиндрическим, представлен двумя типами клеток: опорными и волосатыми. Последние настолько тесно спаяны с нервными волокнами, проникающими в вещество клеток, что их рассматривают как «невроэпителиальные» клетки (рис. 15).

Над поверхностью maculae у различных позвоночных мы находим более или менее сильно развитые статолиты — камни, которые действуют своей тяжестью и раздражают окончания вестибулярного нерва. Таким образом, они создают условия для возникновения различных тонических и фазических рефлексов.

Мы встречаем большое разнообразие этих приспособлений у беспозвоночных животных. Среди позвоночных большое разнообразие обнаружи-

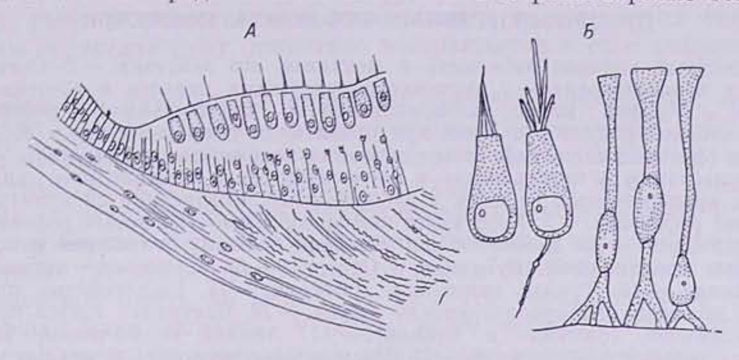
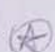


Рис. 15. Рецепторный аппарат лабиринта внутреннего уха. (По Ретциусу. Из Лавдовского и Овсянникова).

А — эпителий cristae acusticae из ампулы кошки: *слева* — клетки цилиндрического эпителия, *справа* — невроэпителиальные (волосковые) клетки, к которым снизу подходят нервы; *Б* — клетки из macula acustica utriculi новорожденного человека: *слева* — волосковые, *справа* — поддерживающие клетки.

вается прежде всего в размерах этих камней. У некоторых, например у рыб, мы находим сплошные крупные пластинки известковых камней, которые покрывают всю поверхность maculae; у некоторых животных (у млекопитающих) мы находим вместо сплошного камня песочек из кристаллов углекислой извести, заключенный в вязкую массу, в которую погружены волоски невроэпителия. Разнообразие заключается еще в том, что у некоторых животных при нормальной ориентации эти камни или песчинки оказываются расположенными так, что они давят на maculae, а в случае неправильной ориентации начинают растягивать нервные окончания. У некоторых животных они при нормальной ориентации подвешены, а при ненормальном положении начинают давить. Это различные варианты, которые приводят к одному и тому же результату. У каждого животного имеется своя характерная ориентация в пространстве и свое характерное положение статолитных приборов внутри utriculus и sacculus.[1] Всякое перемещение головы и изменение положения головы в про-



[1] В последнее время появился ряд работ, которые позволяют произвести расчленение функций отдельных частей внутреннего уха. Выясняется, что статическую функцию (вызов тонических рефлексов положения) несет только utriculus: перерезка при помощи электрокаутера утрикулярной ветви VIII нерва дала выпадение тонических рефлексов, которые восстанавливались через несколько месяцев в связи с регенерацией нервных волокон (de Kleyn u. Versteegh). Фазические рефлексы оставались неизменными. Наряду с этим перерезка саккулярной ветви не вызвала никаких нарушений ни в фазических, ни в тонических рефлексах (Benjamins). При отведении от этой ветви у лягушки к катодному осциллографу через

странстве ведут или к надавливанию, или к натяжению нервных окончаний VIII нерва, в результате чего возникает рефлекс, который возвращает голову в исходное, нормальное положение. Тенденция выполнять этот рефлекс, восстанавливать свое естественное положение, выражена у большинства животных чрезвычайно резко.

ЛЕКЦИЯ ШЕСТАЯ

ПРОПРИОЦЕПТИВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ. МОЗЖЕЧОК

1. Статоцистный аппарат лабиринта и механизм его действия. — *2.* Статоцистные реакции у членистоногих. — *3.* Аппарат полукружных каналов и условия его раздражения. — *4.* Связь между лабиринтными и сухожильными рефлексами. — *5.* Роль глубоких рецепторов кожи при ориентации в пространстве. — *6.* Рефлексы установки (фазические) и рефлексы удержания положений (тонические). — *7.* Оптическая ориентация в пространстве и вытеснение роли лабиринтного аппарата. — *8.* Борьба приобретенных реакций с врожденными. Подавление лабиринтных и сухожильных рефлексов. — *9.* Кора мозга как орган выработки новых рефлексов и новых координаций. — *10.* Мозжечок как пособник больших полушарий в подавлении врожденных координаций (Кунстман и Орбели). — *11.* Мозжечок — орган обобщенного влияния. — *12.* Триада симптомов Лючиани. — *13.* Расстройство тонуса при удалении мозжечка. Перераспределение тонуса. — *14.* Изменение тонуса при раздражении мозжечка (Зимкина и Орбели). — *15.* Анализ мозжечковой атаксии. — *16.* Анализ мозжечковой астазии. — *17.* Мозжечковое дрожание и механизм его возникновения (данные Крестовникова). — *18.* Астения животных без мозжечка. — *19.* Корковые компенсаторные явления. — *20.* Газообмен у безмозжечковых животных (Барышников).

1. Мы прошлый раз остановились на оценке значения и на выяснении механизма возникновения двух обобщенных тонических рефлексов, которые охватывают всю мускулатуру организма и создают общую установку рефлекторного аппарата, являющуюся фоном для выполнения различных фазических рефлексов.

Один из них представляет обобщенный контрактильный тонус и имеет неравномерное распределение в различных мышечных группах: наблюдается более или менее резкое преобладание тонуса экстензоров над тонусом флексоров. Этот рефлекс мы рассматриваем как рефлекторное стояние. Оно является исходным фоном для выполнения локомоторных движений четвероногого животного. Как вы знаете, при наличии таламической области этот контрактильный тонус в значительной степени оказывается ослабленным; мало того, наблюдается переход контрактильного тонуса в пластический, который обеспечивает животному возможность перераспределять тонус либо активно рефлекторно под влиянием различных раздражений, действующих на животное, либо в результате пассивного перемещения частей тела какой-нибудь внешней силой. Животное оказывается способным перераспределять тонус и сохранять новые положения тела. Ни тот, ни другой из этих универсальных рефлексов еще не обеспечивает животному возможности правильной ориентации в пространстве. Последняя достигается лишь при условии, если в дело вмешиваются специальные установочные рефлексы, вызываемые раздражением

усилительную систему обнаружены токи действия под влиянием адекватных звуковых раздражений, причем до 500 герц получено точное воспроизведение ритма раздражений (Ashcroft and Hallpike). Это заставляет признать sacculus звуковоспринимающим прибором.

вестибулярного прибора внутреннего уха. У всех животных, начиная с самых низших представителей животного царства, уже более или менее резко выражены эти рефлексы ориентации в пространстве, сохранения определенного положения в пространстве. В большинстве случаев они имеют своим рефлексогенным полем специальные статоцистные аппараты, более или менее сложно устроенные.

Чрезвычайно интересно отметить, что из известных нам рецепторных систем эти статоцистные аппараты представляют собою одну из наиболее древних форм, которые уже у самых низших представителей животного царства совершенно отчетливо выражены.

2. Вы отлично знаете, что очень трудно перевести свинку или кошку, лягушку, рыбу из естественного положения в положение на спине. Как только вы отпустите руку, животное возвращается в свое исходное положение.

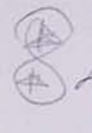
Чрезвычайно интересным примером является наблюдение, сделанное еще в 1893 году Крейдлем над одной разновидностью краба. Краб, бывший под наблюдением Крейдля, интересен в том отношении, что у него статоцистные полости оказываются не замкнутыми, как у большинства животных, а открытыми. Они потеряли жидкое содержимое, в котором плавали камешки. Нервные окончания свободно вышли под действие атмосферного воздуха, проникающего в эти мешки. Своих статолитов такое животное иметь не может, потому что через открытое отверстие они должны были выпасть. У этого краба выработалась характерная видовая реакция: он захватывает клешнями морской песок и всыпает себе через открытые отверстия в статоцистные мешки несколько песчинок. Это и является прибором, раздражающим нервные окончания и обеспечивающим крабу сохранение нормального положения в пространстве. Обнаружив, что краб время от времени подсыпает себе песок в статоцистный аппарат, Крейдль посадил таких крабов в стеклянный аквариум, тщательно вычищенный от всяких песчинок. Через некоторое время крабы растеряли песчинки, которые были в статоцистных полостях, и оказались подобными животным, у которых разрушен лабиринтный прибор. Они потеряли способность ориентироваться в пространстве, их можно было класть в любое положение, и они не возвращались в естественное положение.

Тогда Крейдль насыпал на пол аквариума мелкие железные опилки. Как только появились опилки, крабы начали набирать их себе в статоцисты и опять приобрели способность сохранять нормальное положение. Тогда оказалось легко «дурачить» их, поднося к ним сверху магнит. Опилки притягивались кверху, ударялись о верхнюю часть статоцистного прибора, и это сопровождалось тем, что крабы ложились на спину. При помощи магнита можно было эти опилки притягивать то к той, то к другой поверхности статоцистного прибора и этим заставлять крабов принимать то или иное положение в пространстве.

Этот пример интересен тем, что он очень отчетливо показывает механизм действия статоцистного прибора и чрезвычайную важность этой реакции. Как только этот прибор оказывается нарушенным, ориентация в пространстве потеряна. Это подчеркивает, до какой степени организм стремится эту реакцию использовать. Когда статолиты не могут сами образоваться, вырабатывается специальная видовая реакция, и организм их подменивает песком или другим материалом извне.

Тот же механизм раздражения мы наблюдаем у нас. И у нас в ухе имеются песчинки, которые лежат в толще вязкой массы над поверхностью maculae. В нашем ухе дело обстоит так, что плоскость нормаль-

ной maculae оказывается наклонной под определенным углом и, следовательно, все время тяжесть этих слизистых масс с песчинками действует в одну сторону. Всякое изменение положения меняет угол или направление действия этой силы. В результате этого наступает рефлекс, ведущий к восстановлению исходного положения.



3. Вторую половину вестибулярного прибора составляют полукружные каналы — с каждой стороны три полукружных канала, которые устьями своими открываются в преддверие лабиринта. Эти три пары каналов расположены таким образом, что в целом укладываются в три взаимно перпендикулярные плоскости. С каждой стороны мы имеем горизонтальные каналы, которые расположены в одной и той же горизонтальной плоскости, и затем по два вертикальных канала — наружные и внутренние. Расположение их таково, что наружный полукружный канал одной стороны является параллельным внутреннему вертикальному каналу противоположной стороны и наоборот. Значит, наружный вертикальный канал правой стороны является перпендикулярным не только к горизонтальному каналу, но и к вертикальному наружному каналу противоположной стороны. Как вы знаете, полукружные каналы представляют собою капиллярные трубки, имеющие небольшие расширения на одном конце, так называемые ампулы. В этих ампулах мы находим скопление нервных окончаний. Относительно механизма раздражения их возможны два предположения, которые и были высказаны. Сначала казалось, что в случае быстрого поворота головы или движения тела в пространстве жидкость должна приходить в поступательное движение внутри этих канальцев и в результате этого производить механическое раздражение нервных окончаний, которые имеются в ампулах.



Более позднее и, вероятно, более правильное предположение таково, что истинной циркуляции жидкости в этих канальцах быть не может, потому что эндолимфа, находящаяся внутри канальцев, — жидкость довольно вязкая, а полукружные каналы — очень узкие, капиллярные. Движения жидкости в этих условиях представить себе нельзя. Речь идет о том, что при быстрых вращениях, когда весь канал производит перемещение в пространстве, должно наступать по инерции некоторое отставание эндолимфы от стенок полукружного канала и это отставание должно вызывать определенное перераспределение давления на отдельные части полукружного канала. Наоборот, в случае внезапного прекращения движения жидкость по инерции будет двигаться несколько дольше, и в результате наступит изменение давления этой эндолимфы, которое явится тоже раздражителем.



Следовательно, мы должны себе представлять дело таким образом, что в течение всего процесса вращения никакой циркуляции жидкости нет, а есть начальные и конечные толчки.

Этот механизм раздражения имеет место в тех случаях главным образом, когда тело животного приведено во вращательное движение, как например, на карусели, или на движущемся аэроплане, или каком-нибудь другом движущемся приборе. Когда мы начинаем совершать дугообразные движения, а может быть, даже и некоторые поступательные движения в определенную сторону, этот механизм может быть пущен в ход. Мы усматриваем несколько рефлексов с лабиринтного прибора. Они все охватывают мускулатуру конечностей, мускулатуру шеи и мускулатуру глаз. Вот, собственно говоря, три основные группы мышц, которые вовлекаются в рефлекторную деятельность под влиянием раздражения лабиринтного прибора. При этом обнаруживается, что названные мышцы конечностей приводятся в действие со стороны лабиринтов,

что обеспечивает животному возможность из неестественного положения (например, теменем книзу) вернуться в естественное положение (теменем кверху). В зависимости от того, в какой форме лабиринтный прибор раздражен, получается то или иное распределение сокращения разгибателей и сгибателей, аддукторов и абдукторов правой и левой сторон, которые обеспечивают животному возможность повернуться и перейти из одного положения в другое.

4. Мускулатура шеи приводится в действие так, что животное в ответ на раздражение лабиринта, вызванное неестественным положением головы в пространстве, перекручивает шею и таким образом быстро приводит голову в естественное положение. Вы можете себе представить, что если животное уложено на спину и вы его удерживаете в этом положении, то оно проделает ряд движений мускулатурой шеи и поставит голову в естественное положение. Тогда получится неестественное положение головы по отношению к туловищу. Важно то, что мы обнаруживаем возникновение такого рефлекса, который в свою очередь может сделаться источником нового рефлекса. Наряду с тенденцией животного удерживать голову в определенном положении в пространстве наблюдается ряд рефлексов, которые ведут к тому, чтобы голова была правильно ориентирована по отношению к туловищу или, вернее, туловище было правильно ориентировано по отношению к голове. Голова является ведущей в данном случае, потому что животное прежде всего заставляет голову принять определенное положение в пространстве, а за этим следуют движения для восстановления нормального положения туловища и конечностей по отношению к голове. Таким образом создается цепь, состоящая из двух видов рефлексов — рефлексов лабиринтных и рефлексов сухожильных, со стороны сухожилий шеи.

5. Для удержания нормального положения тела в пространстве и нормального расположения частей тела по отношению друг к другу значительную роль играют также чувствительные элементы глубоких слоев кожи. Понятно, что, пока речь идет о животном, находящемся в жидкой или воздушной среде, о летающей птице или плавающем животном, участие лабиринтных показаний является и должно являться доминирующим. Когда мы переходим к животным, находящимся на твердом основании, на земле, особую роль приобретают чувствительные элементы глубоких слоев кожи некоторых областей тела.

Представьте себе, что человек или четвероногое животное стоит на земле. Ясно, что вся тяжесть тела действует на подошвенную поверхность кожи и, следовательно, толща кожи подошвенной стороны конечностей испытывает на себе давление всей тяжести тела, разложенной известным образом. Большая разница, будет ли животное стоять на ногах или оно будет положено на спину. Как только вы его положите на спину, вся тяжесть тела будет давить на кожу спины. Если вы сядете в кресло настолько высокое, что ноги не будут касаться пола, то вся тяжесть тела будет давить на кожу ягодичной области. Эта чувствительность кожи и дает показания о положении тела в пространстве. Оказывается, что эти показания играют существенную роль, ими человек и животное в значительной степени ориентируются. Если вы создадите условия, чтобы боковые поверхности кожи оказались в равных условиях, положите животное на стол, а сверху положите доску и будете на нее слегка надавливать, то при этом животное будет спокойно лежать и не будет делать попыток повернуться. Но как только вы одну сторону освободите, сняв доску, животное будет стараться вернуться в исходное положение. Оказывается, что при условии выключения зрительного и лабиринтного при-

боров человек, посаженный в специальное вращающееся кресло, может хорошо ориентироваться за счет показаний кожи ягодичной области, зависящих от того, как сила тяжести давит и какая сторона кожи придавлена к жесткому основанию кресла.

6. В числе рефлексов, которые ведут к принятию и сохранению известного положения тела в пространстве и определенному соотношению между частями тела, нужно различать две группы рефлексов: одни рефлексы фазического характера, направленные на то, чтобы повернуть тело из одного положения в другое, другие — тонические, которые ведут к тому, чтобы принятое правильное положение во что бы то ни стало удерживать до нового изменения условий. Как оказывается, нормальная установка у животного может осуществляться за счет всей совокупности этих рефлексов уже без наличия больших полушарий мозга. Наличие больших полушарий мозга не только не обязательно для осуществления этих рефлексов, но ведет к тому, что эти рефлексы легче подавляются. По мере того как мы в процессе эволюции наблюдаем все большее и большее развитие коры больших полушарий и все большее и большее выявление индивидуально приобретенных форм поведения, разнообразных форм реакции на окружающие раздражители, мы видим все большую и большую картину затушевывания лабиринтных сухожильных рефлексов, которые до известной степени могли бы помешать вновь приобретенным рефлекторным реакциям.

У сравнительно низко стоящих животных, у которых роль этих приобретенных, индивидуально выработанных реакций еще относительно мала, у животных с преимущественно врожденными, хотя бы и сложными, формами поведения мы видим доминирование лабиринтных и сухожильных рефлексов. Возьмите морскую свинку. Она обычно сохраняет постоянное положение в пространстве. Она ориентирована теменем кверху. Морская свинка почти никогда не лежит. Если она и лежит, то темя все время поднято кверху. Она и спит в этом положении. Она чуть-чуть поднимается на конечностях для ходьбы. Более высоко развитые животные ложатся и лежат известную часть дня, причем сначала ложатся только на бок. Человеку больше чем какому-нибудь другому животному свойственно лежать на спине, в совершенно «неестественном» положении. Способность подавлять эти лабиринтные и сухожильные рефлексы и сохранять необычные положения является результатом того, что развивающаяся кора со всеми связанными с ней функциональными приобретениями является тормозом для осуществления лабиринтных реакций.

7. Дальше, выявляется то обстоятельство, что для ориентации в пространстве могут быть опять-таки использованы другие рецепторные системы. Мы видим такую тенденцию, что в процессе эволюции все большую и большую роль приобретает оптический прибор. И вот у нас для ориентации в пространстве гораздо большую роль играют показания нашего глаза, чем показания лабиринта, кожи и т. д. Только при условии, когда зрительный аппарат исключен, мы оказываемся в зависимости от лабиринтных показаний. Пока зрительный аппарат исправен и открыт, мы легко на основании оптических показаний оцениваем изменения своего положения в пространстве и мало нуждаемся в лабиринтном приборе.

8. Теперь, обращаясь снова к вопросу о том, как в процессе эволюции постепенно все большее и большее значение получают приобретенные реакции, приобретенные формы поведения, мы должны припомнить то обстоятельство, что эти приобретенные формы поведения во многих слу-

чаях, и даже очень часто, должны приходить и приходят в конфликт с врожденными реакциями. Лабиринтные и сухожильные рефлексы как раз дают для этого чрезвычайно богатый материал.

Я уже указывал, что проприоцептивная система нашего двигательного аппарата обусловливает возникновение проприоцептивных рефлексов. Каждый рефлекторный акт является источником раздражения проприоцептивных приборов, в ответ на которое может наступить обратный рефлекс. У спинального животного мы в очень отчетливой форме видим, что всякое рефлекторное движение сопровождается рефлексом отдачи: сгибание сопровождается разгибанием, а разгибание — сгибанием и т. д. При наличии таламической области может выступить проприоцептивный рефлекс другого порядка: фиксация конечности в новом положении. Для вас ясно, что и то и другое представляет для нас в известных случаях выгоду. Но можно себе представить, что и то и другое может создать невыгодные для нас условия. Представьте себе, что конечности начали акт ходьбы, локомоторные движения. Чрезвычайно выгодно то, что всякое сгибание может дать толчок к разгибанию, а разгибание — толчок к сгибанию. Приведя двигательный аппарат один раз в действие, включив и нервную и мышечную системы в двигательную работу, мы можем дальше на этом успокоиться. И мы знаем, что действительно в обычной жизни мы не рассчитываем, не размеряем каждый шаг, а начинаем движение ходьбы и затем это движение, как говорится, автоматически совершается, т. е. один шаг вызывает другой и т. д. Мы можем не делать совершенно никаких усилий к тому, чтобы осуществлять двигательный акт, а он совершается машинообразно, в силу вмешательства проприоцептивных рефлексов, которые укладывают рефлекторные акты в определенную цепь.

Но представьте себе, что эта машина будет безостановочно работать. Вы пройдете мимо цели и будете идти, пока не истощитесь. Мы обнаруживаем у себя и у животных способность эти цепи рефлексов обрывать; эти движения при известных условиях затухают. Обратная тенденция рефлексов, выражающаяся в том, что конечности фиксируются во вновь принятом положении, — тоже в известных случаях выгодная для нашей деятельности реакция. Например, мы берем какой-нибудь предмет и удерживаем его в этом положении. Всякая работа требует, чтобы определенное принятое положение (поза) было фиксировано и человек или животное могли фиксировать мускулатуру в определенном состоянии сокращения и удерживать это положение, без которого немыслимо какое-нибудь специальное движение. Все установочные рефлексы на этом и основаны. Но если мы представим себе карикатурное выражение этих рефлексов, как оно имеет место при каталепсии, где человек, начав движение, вдруг останавливается с поднятой ногой или рукой и замирает в этой позе на десятки минут, то это приобретает уже характер патологический, и мы рассматриваем каталепсию как ненормальное состояние.

Значит, должна существовать какая-то система органов, которая из этих двух возможностей — из проприоцептивных фазических рефлексов, ведущих к развитию ответного рефлекторного акта, и из рефлексов пластических, обеспечивающих фиксацию конечностей в новом положении, в каждом отдельном случае созидала бы такие комбинации их, чтобы каждая деятельность соответствовала данным условиям и данным требованиям, выгодным организму при данных условиях.



Эту сложную координированность мы видим уже у животных без больших полушарий, она может возникать за счет среднего и промежуточного мозга. Если мы удаляем большие полушария полностью, мы

видим, что животное обладает в полной мере способностью очень хорошо управлять своей мускулатурой, своими конечностями, совершать локомоторные акты, защитные акты почесывания, мочеиспускания и т. д. Все это идет хорошо и благополучно. Но бросается в глаза то обстоятельство, что животное выполняет определенный ряд стереотипно повторяющихся деятельностей, более или менее сложных, но всегда одних и тех же. Никаких новых движений такое животное выработать у себя не может, оно выполняет только определенную серию рефлексов, может быть сотни рефлексов, может быть несколько сот рефлексов (никто их полностью не изучал и не подсчитывал), но всегда одних и тех же.

9. Когда мы имеем дело с нормальными животными, обладающими корой головного мозга, мы обнаруживаем у них более или менее развитую способность не только приводить свою двигательную систему в работу под влиянием тех или иных новых раздражителей по типу условных рефлексов, но и определенным образом перераспределять участие мышц в выполнении двигательных актов и в связи с этим выполнять новые формы движений.

Корковая деятельность направлена в две стороны. Во-первых, на то, чтобы готовые уже комбинации двигательных актов, определенные двигательные комплексы связывать с новыми условными раздражителями, например совершать акт ходьбы под влиянием звонка, свистка или какого-нибудь светового раздражителя, который для другого животного оказывается индифферентным, притом выполнять акт ходьбы в одном или другом направлении. Это простые случаи, которые мы постоянно наблюдаем у наших лабораторных животных.

Во-вторых, деятельность высших животных, в особенности обезьян, человекообразных обезьян и, наконец, в максимальной степени человека, выражается еще в том, что вырабатываются такие формы движений, которые другим индивидуумам того же вида вовсе не свойственны. Сюда относятся прежде всего такие случаи, как выполнение различных специальных трудовых движений, выполнение письма, игры на музыкальных инструментах, танцев, гимнастических упражнений и т. д. Два человека чрезвычайно резко отличаются в этом отношении друг от друга. Один ничего не может сыграть на рояле, а другой выполняет длиннейшую серию движений, очень сложных, очень координированных, очень разнообразных по времени, по частоте, силе и т. д. и таким образом воспроизводит то или иное музыкальное произведение. Тут требуется очень точное согласование между чувственным восприятием, которое дает толчок к выполнению того или иного движения, и самим движением. Эта способность создавать новые координации, новые формы координированных движений является приобретением высокоорганизованных животных.

Представьте себе, что высокоорганизованному животному или человеку нужно выработать новые формы движений, а они сталкиваются со старыми, врожденными рефлексами, которые должны использовать те же мышцы в противоположную сторону. Возьмем такой простой случай, когда человек должен работать, лежа на спине. Лабиринтные рефлексы этому препятствуют. Лабиринтные рефлексы «требуют», чтобы темя было обращено кверху, а для новой работы нужно, чтобы оно было расположено вертикально. В некоторых профессиях приходится работать теменем книзу. Кузнецу при подковывании лошадей нередко приходится стоять, согнув тело под углом, теменем книзу. Он должен стоять несколько минут в таком положении. Лабиринтные рефлексы

должны были бы этому препятствовать. Значит есть возможность эти лабиринтные рефлексы подавлять. Мало того, при обычных условиях мы выполняем движения так, что сухожильные рефлексы, вызывающие рефлекс отдачи, тоже не осуществляются.

10. Тут оказывается, что, для того чтобы кора мозга была способна осуществлять и перераспределять очаги возбуждения и торможения внутри спинного мозга и выполнять за счет того же спинного мозга координированные движения в новых формах и новом порядке, кора головного мозга нуждается в определенных пособниках. Таким пособником является мозжечок. Чрезвычайно важно, что развитие мозжечка идет до известной степени параллельно с развитием больших полушарий мозга и определенные части мозжечка развиваются параллельно с развитием определенных частей больших полушарий. Чем сложнее устройство больших полушарий мозга, тем сложнее устройство мозжечка.

Безмозжечковые животные характеризуются в первую очередь тем, что у них чрезвычайно ослаблена способность подавлять врожденные сухожильные и лабиринтные рефлексы. Обычно у многих по недоразумению складывается представление, будто мозжечок является органом, ведущим к осуществлению лабиринтных рефлексов. Это неправильно. Лабиринтные рефлексы осуществляются вполне хорошо и даже слишком хорошо без всякого участия мозжечка, при удалении мозжечка. Несчастье безмозжечковых животных заключается в том, что слишком неуклонно и хорошо осуществляются эти лабиринтные и сухожильные рефлексы. Основная функция мозжечка заключается в том, что при выполнении определенных двигательных актов, особенно коркового происхождения, участие мозжечка обеспечивает картину сильного торможения рефлексов ориентации в пространстве, рефлексов поворота и установления определенных взаимоотношений между частями тела, которые могли бы помешать новым формам движения. Как только мозжечок устранен, кора мозга вынуждена бороться с врожденными координационными актами, а борьба осуществляется с чрезвычайным трудом (Кунстман и Орбели). Животное выполняет в конце концов все движения, которые нужны, но выполняет их настолько уродливо, что это бросается в глаза даже неопытному наблюдателю.

11. Относительно мозжечка до сих пор остается неясным и спорным вопрос, имеется ли там какая-нибудь специальная локализация функций или же нет. Целый ряд авторов — невропатологов и физиологов — считает, что мозжечок действует весь в целом, что это есть орган, который весь en masse участвует в выполнении работы. Поэтому при ранениях мозжечка отдельные части берут на себя викарную функцию и обеспечивают всю работу. Известен целый ряд случаев, когда громадные опухоли мозжечка не сопровождались патологическими явлениями. Есть другая группа авторов, которая считает, что определенная специализация существует. Несомненно, что поражение ядерного аппарата мозжечка всегда сопровождается и должно сопровождаться резкими симптомами.

12. В связи с той ролью мозжечка, о которой я говорил, совершенно понятно, что животное без мозжечка должно проявлять ряд очень характерных отличий от нормального животного. Эти отличия должны выражаться в первую очередь именно в расстройстве моторных функций, и, действительно, мы их наблюдаем. Правильнее сказать наоборот, что на основании тех наблюдений, которые мы делали и делаем, мы вправе были вывести те заключения, о которых я говорил. Мне при-

шлось сегодня начать с заключения, а потом указать фактическую картину. Фактически расстройство моторной функции у животных без мозжечка выражается в следующей форме, уже давно описанной Лючиани — первым автором, производившим наблюдения над такими животными. Лючиани характеризовал моторику животного без мозжечка тремя основными симптомами — атонией, астазией и атаксией.

13. Прежде всего относительно атонии. Нужно сказать, что признание этого симптома кардинальным не оправдывается. Мы никоим образом не можем сказать, что животное без мозжечка характеризуется атоническим состоянием мускулатуры. Не только нет атонии, но нет даже гипотонии, т. е. ослабления тонуса. Всякий, кто наблюдает животных с полным разрушением мозжечка, может убедиться, что на значительном протяжении времени доминирующим симптомом является не гипотония, а скорее гипертония.

Вопрос о тонусе представляется в следующем виде. Если вы наблюдаете животное после операции через различные промежутки времени, то видите определенный очень короткий период, когда действительно тонус может оказаться несколько ослабленным. Но не трудно убедиться, что в дальнейшем атонии (отсутствия тонуса) нет. Есть неправильное распределение тонуса. Это первоначальное ослабление и необычное распределение тонуса к концу первых суток обычно переходит в картину чрезвычайного повышения тонуса опять-таки со своеобразным распределением тонуса в конечностях. Бьет в глаза, что животное имеет тенденцию удерживать положение с сильно вытянутыми, как при децеребрационной ригидности, передними конечностями, с сильно сокращенной шейной мускулатурой и в силу этого с запрокинутой головой. Это запрокидывание головы бывает настолько резко выражено, что передние конечности, шея и подбородочная область головы оказываются уложенными на одной прямой линии.

В задних конечностях тонус тоже повышен, и в них тоже иногда преобладает тонус экстензорных мышц, но не в такой степени, как в передних конечностях; иногда же преобладает тонус сгибателей.

Дальше, бросается в глаза, что это гипертоническое состояние имеет место не все время, а как бы модулирует; наблюдаются волны повышения тонуса и волны некоторого ослабления его. Во всяком случае это состояние резкой экстензорной тонической судороги с запрокидыванием головы кзади наступает всякий раз, как животное пытается сделать какое-нибудь движение. Всякая попытка к движению сопровождается этой судорогой. Животное начинает делать эти попытки в первые же сутки и во всяком случае на вторые и третьи сутки после операции, и эти попытки всегда сопровождаются наступлением такой тонической судороги. То же самое вы наблюдаете, когда наносите животному раздражение, делаете попытку изменить положение конечностей. В ответ на это рефлекторно наступает тонический экстензорный рефлекс, чрезвычайно резко выраженный.

Такое состояние длится обыкновенно 10—12 суток, и только после этого уже тонус начинает постепенно сдавать, уменьшаться, гипертоническое состояние несколько сглаживается и у животного наступает нормальная или почти нормальная степень мышечного тонуса с более или менее нормальным распределением или с преобладанием флексорного тонуса.

Мне пришлось наблюдать одну собаку более шести лет после операции. У нее никогда никаких атонических явлений не было, и приходилось, наоборот, скорее говорить о гипертонии мышц.

То же нужно сказать о большом числе собак, находившихся под моим наблюдением в течение ряда лет.

Существенно важно то, что нарастание тонуса, гипертоническое состояние, обычно бывает связано с необычным распределением тонуса. В параллель с этим идет и то обстоятельство, что если вы в условиях острого опыта берете животное, децеребрированное по передней границе четверохолмия, дающее картину децеребрационной ригидности, то удаление мозжечка не только не упраздняет децеребрационнсй ригидности, а, наоборот, усиливает напряжение экстензорных мышц.

14. Первоначально ввиду поступления большого количества проприоцептивных афферентных волокон в мозжечок дело представляли себе таким образом, что он должен являться центром проприоцептивных рефлексов. Думали, что децеребрационная ригидность, как одна из типичных проприоцептивных универсальных реакций, должна исчезнуть после удаления мозжечка. Она не только не исчезает, но оказывается резко усиленной. Попытки раздражения мозжечка в острых опытах тоже свидетельствуют о том, что мозжечок в отношении этого обобщенного тонического рефлекса оказывается тормозным прибором и создает не только некоторое ослабление наличного проприоцептивного тонуса, но еще и известным образом регулирует распределение тонуса между мышцами.

Именно оказывается, что если вы берете децеребрированное животное с более или менее резко выраженной децеребрационной ригидностью, с экстензорным положением конечностей и производите электрическим током раздражение определенных отделов мозжечка, то всегда наблюдается ослабление децеребрационной ригидности в конечности, одноименной с раздражаемой половиной мозжечка. (Так как наибольший эффект получается с области границы между червем и полушариями, нужно думать, что в данном случае речь идет о раздражении не коры мозжечка, а более глубоко лежащих ядер, которые расположены в этой области). Первоначально, когда наткнулись на этот факт, вывели заключение, что раздражение мозжечка ослабляет мышечный тонус и в связи с этим ослабляет децеребрационную ригидность. Такое толкование тоже нельзя назвать правильным, потому что речь идет не только об ослаблении тонуса экстензоров, но несомненно обнаруживается при этом и повышение тонуса флексоров (Bremer, Miller, Зимкина и Орбели).

Наблюдения, сделанные над мышцами с отсепарованными сухожилиями, где взаимного механического влияния мышц быть не может и каждая мышца раздельно действует на регистрирующий прибор, показывают, что этот переход во флексорное состояние вызван не только ослаблением тонуса экстензоров, но и активным повышением тонуса флексорных мышц (Bremer, Miller). Даже простое наблюдение глазом показывает, что конечность не только может перейти из экстензорного положения в обычное среднее положение, но может перейти также в состояние довольно значительной флексии. По прекращении раздражения обычно наступает обратная картина — резкое усиление децеребрационной ригидности, резкое усиление экстензорного тонуса.

Мы должны на основании этого рассматривать мозжечок как регулятор контрактильного тонуса, как регулятор проприоцептивных тонических сухожильных рефлексов, которые без участия мозжечка приводят к одному определенному распределению тонуса; под влиянием же мозжечка создаются изменения в распределении тонуса.

Понятно, что этот механизм может быть использован. Можно себе представить, что он используется животным для подавления рефлекса

стояния. Попытка лечь, сесть, свалить тяжесть своего тела на землю, а не держать на вытянутых конечностях может осуществиться при условии ослабления экстензорного тонуса или включения флексорного тонуса. В этом акте существенная роль принадлежит мозжечку. Мы видели, что под влиянием раздражения мозжечка иногда происходит переход во флексорный тонус. В определенных случаях раздражения иногда удается получить флексорную тоническую судорогу такой степени и такой продолжительности, что животное многие минуты удерживает конечности в сильно согнутом положении. Если вы имеете дело не с лежащим, а с подвешенным на лямках животным, то получается картина отдания чести или жеста приветствия. Если раздражать мозжечок с обеих сторон, то оказываются поднятыми обе передние конечности и получается поза нападения. В этой позе животное может застыть на довольно продолжительное время. При этом тонус флексорных мышц носит контрактильный характер и настолько силен, что вы его с трудом преодолеваете.

Основной вывод отсюда тот, что мозжечок никоим образом нельзя рассматривать как орган, просто поддерживающий или уничтожающий тонус мышц. Это орган в первую очередь управления тонусом и перераспределения тонуса между отдельными мышцами, и для безмозжечковых животных характерны необычное распределение тонуса и нарушение способности регулировать его.

15. Второй симптом, о котором говорил Лючиани, — это атаксия. Атаксия, как вы знаете, есть симптом, выражающийся в том, что при локомоторных движениях животное неправильно производит движения, производит их недостаточно координированно. Движения являются чрезмерно сильными.

У человека атаксия идет параллельно с другим симптомом, которому дают название дисметрии. Это неправильный расчет расстояния, размаха движения, неточная оценка тяжести, размеров предметов при ощупывании и т. д. Вы видите, что и животное выкидывает конечности гораздо больше, чем нужно, чем это обычно делается, разбрасывает их на периферии, ударяет ими по полу с большей силой, чем нормальное животное, и т. д. Из всей совокупности этих проявлений складывается общая картина, которую мы характеризуем как атаксию. Атаксическая походка приобретает характер походки качающейся, походки с падениями то на ту, то на другую сторону, походки валкой, шаткой. Если вы на закопченном или закрашенном полу отмечаете следы движений животного без мозжечка, то бросается в глаза очень своеобразный характер отпечатков. В то время как нормальное животное ставит передние и задние конечности каждой стороны на одну прямую линию, может выполнять прямолинейное движение так, что обе левые конечности и обе правые конечности оставляют свои отпечатки на двух прямых линиях, животное без мозжечка характеризуется тем, что следы каждой лапы раскидываются на отдельных линиях, и с каждой стороны вы получаете резкозубчатую линию, свидетельствующую о том, что передние конечности ставятся то слишком глубоко внутрь, то слишком в сторону, то оставляются слишком далеко кзади. Точно так же и задние конечности ставятся то очень близко кнутри, то чересчур раскидываются в стороны, то слишком отставляются кзади, то закидываются вперед. Получается с каждой стороны резкозубчатая линия. Изучение таких следов показывает, что следы правой конечности оказываются иногда расположенными влево от средней линии и следы левой лапы — вправо от средней линии. Таким образом, имеется слишком большое приведение

конечностей друг к другу. В некоторых случаях может наблюдаться, наоборот, большое расставление конечностей. Все это характеризует симптом атаксии. Как оказывается, мы в опытах с раздражением мозжечка опять-таки обнаруживаем явления, свидетельствующие о том, что со стороны мозжечка идут определенные импульсы к нижележащим двигательным центрам, которые управляют именно направлением и удержанием конечностей в определенном положении в отношении к средней линии.

При раздражении мозжечка мы видим сплошь и рядом сокращения аддукторов, которые ведут к тому, что обе передние конечности вплотную прижимаются друг к другу или перекрещиваются. По прекращении раздражения наступает далекое отставление их от средней линии.

Определенный комплекс влияний, направленных на то, чтобы дать нормальное распределение тонуса между аддукторами и абдукторами и обеспечить правильную установку конечностей при ходьбе, есть одна из функций мозжечка. Когда мозжечок разрушен, то аддукторы и абдукторы неправильно тонизированы, а это дает закидывание конечностей то слишком близко к средней линии, то слишком далеко от средней линии.

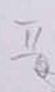
16. Третий характерный симптом, о котором говорил Лючиани, — это астазия. Астазия выражается в том, что животное не может ровно, правильно стоять на конечностях. У него достаточный тонус в мускулатуре для того, чтобы удерживать тяжесть тела. Животное не валится с ног, животное хорошо удерживается на конечностях, но только при далеком расставлении конечностей друг от друга. Вы видите, что конечности при стоянии дальше обычного отставлены от средней линии и, кроме того, передние конечности дальше отставлены от задних. Таким образом, животное стоит с далеко раскинутыми конечностями. Кроме того, вы видите, что животное не стоит неподвижно, а все время производит качательные движения то справа налево, то спереди назад. К этой форме астазии присоединяется другая форма — астазия головы, выражающаяся в том, что животное не может держать голову неподвижно, как нормальное животное. Оно не может выполнять стойку, потому что у него голова производит качательные движения справа налево, или сзади наперед, или сверху вниз. К этому симптому астазии присоединяется, как родственный, симптом интенционного дрожания — дрожания, которое сопровождает всякую попытку к движению. Это интенционное дрожание может принять различную форму. Иногда оно принимает характер мелкой дрожи (это особый случай), а иногда выражается в сущности не в дрожании, а в ряде колебательных движений, сопровождающих каждый двигательный акт. Когда животное берет пищу с пола, оно наклоняет голову, чтобы взять пищу; но мало того, что оно не попадает по назначению, не сразу направляя голову туда, куда нужно, у него наступает обратное движение головы. Голова вскидывается кверху, в ответ на это наступает резкое опускание и опять резкое поднятие. Таким образом, друг за другом следует несколько движений опускания и поднятия головы, которые не приводят к цели. Только случайно при одном из наклонов животное может подхватить пищу. Если животное внезапно слышит звук с какой-нибудь стороны, оно поворачивает голову в эту сторону, и в ответ на этот рефлекс наступает ряд качательных движений. Это — все ряд явлений, которые нам теперь должны быть вполне понятны, после того как мы знаем, что проприоцептивная система вмешивается в каждый рефлекторный акт и создает толчок для возникновения ответных рефлексов. Мы в ответ на

первое движение получаем проприоцептивный рефлекс обратного движения, это движение вызывает опять рефлекторный акт, направленный в первую сторону: получается ряд таких движений, которые долго не утихают.

Животное, обладающее мозжечком, может легко подавлять эти рефлексы, а животное без мозжечка этих рефлексов не подавляет, и ни один корковый акт гладко пройти не может. Животное не может подхватить пищу, не может лизнуть вам руку, как следует: оно ударится о вас, и сейчас же голова отскочит в противоположную сторону. Все двигательные акты сопровождаются колебательными движениями. Само собой понятно, что в результате этого должна получиться картина постоянной астазии, вечного качания, вечного колебания во все стороны и затем интенционное дрожание, которое выразится в колебательных движениях при всякой попытке двигаться.

17. От этой формы интенционного дрожания, которое, в сущности, есть не дрожание, а ряд следующих друг за другом колебательных движений, нужно отличать состояние истинной дрожи, мелкой дрожи, которая иногда тоже наблюдается у безмозжечковых животных и имеет совершенно другой механизм происхождения. Мелкая дрожь выражается в том, что каждое отдельное движение, каждый отдельный момент двигательного акта выполняется не за счет гладких и быстро наступающих тетанических сокращений, характерных для нормальной мышечной деятельности, а в форме мелких дрожательных движений, постепенно нарастающих. Механизм происхождения этого дрожания был разъяснен несколько лет назад Крестовниковым, во время его работы в Амстердамском университете у проф. Ван-Рийнберка. Крестовникову удалось показать, что одностороннее удаление половины мозжечка ведет по истечении некоторого времени (9—10 дней) к такому изменению общего состояния мышц одноименной стороны, что мышцы резко меняют свою временнýю характеристику. В результате этого те ритмы раздражения, которые у нормальных мышц ведут к суперпозиции одиночных сокращений и к образованию сплошного тетануса, оказываются недостаточными, для того чтобы вызвать тетанус. Мышцы, освобожденные от влияния мозжечка, требуют гораздо более частых ритмов раздражения, для того чтобы дать сливной тетанус, а при тех ритмах, которые в нормальной мышце вызывают гладкий тетанус, они отвечают тетанусом зубчатым. Раз мы знаем, что импульсы, идущие из центральной нервной системы, имеют определенный центральный ритм, то мы можем понять, что при известных условиях нормальный центральный ритм может оказаться вполне достаточным, чтобы дать сливные тетанусы нормальной мускулатуры, тогда как мышцы, лишенные мозжечкового влияния, дадут зубчатый тетанус. Тогда вы получите мелкое дрожание, которое наблюдается у людей с поражением мозжечка или у безмозжечковых животных. Эти две формы колебательных движений нужно различать друг от друга. В одном случае это неполный тетанус, выражающийся в мелкой частой дрожи, а в другом случае — ряд колебательных движений как результат проприоцептивных рефлексов.





18. К триаде симптомов, которую мы сейчас разбирали, нужно присоединить еще один симптом, о котором тоже постоянно говорят и который действительно имеет место. Этот симптом носит название астении. Животное без мозжечка характеризуется астеническим состоянием, которое выражается в том, что мускулатура при работе чрезвычайно быстро обнаруживает картину утомления. В результате этого животное не может долго ходить, не может долго стоять; человек не может долго

выполнять рабочих движений. У собак без мозжечка это явление бывает довольно отчетливо выражено. Проделав какое-нибудь движение, пройдя из одной комнаты лаборатории в другую, животное на некоторое время укладывается, полежит, потом встает, продолжает путь и опять укладывается.

Как толковать астению? Можно ее понять как действительную астению, т. е. как крайнюю утомляемость мышечных волокон, быстро развивающееся истощение мышечных волокон. Можно ее понять как центральную астению — как быструю утомляемость тех двигательных центров, которые управляют данным двигательным актом. Но, может быть, речь идет о ложной астении. И скорее всего речь идет о ложной астении. Как я говорил выше, животное без мозжечка характеризуется неправильным, необычным, ненормальным распределением тонуса. А между тем удержание нормального распределения тонуса составляет нормальный фон для двигательных актов. При отсутствии мозжечка животное в первое время претерпевает большие затруднения в движениях, потому что нет правильного распределения тонуса, конечности путаются одна за другую, и животное падает. Потом животное научается ходить, очевидно, за счет компенсаторного использования каких-то других аппаратов, других приборов. Животному приходится на время приводить мускулатуру к более или менее правильной картине распределения тонуса и эти моменты использовать для выполнения движений. Это основано на каких-то иных формах тонической деятельности, чем тонические деятельности при наличии мозжечка. В результате этого мы можем представить себе, что такие акты, не естественно, а искусственно возникшие, искусственно вызванные в силу несостоятельности мозжечковых импульсов, могут сопровождаться развитием быстрого утомления и необходимостью для животного делать перерывы. Вполне возможно, что эти перерывы в движениях представляют собою результат определенной корковой деятельности, потому что вообще в поведении животных без мозжечка характерной чертой является чрезвычайное уточнение и чрезвычайно полное использование корковой деятельности в целях компенсации и выравнивания тех дефектов, которые обусловлены удалением мозжечка.

Действительно, вы имеете дело с животным, сохранившим высшую нервную деятельность, сохранившим большие полушария, т. е. именно тот аппарат, при помощи которого вырабатываются всякие условные рефлексы, дифференцировки, новые координации и т. д.

19. Говоря о высших животных и о человеке, мы должны сказать, что все высшие нервные функции осуществляются за счет больших полушарий. Этот аппарат находится в полной исправности, но он потерял своего сотрудника по управлению мускулатурой, и эта громадная масса мышц, своеобразно расположенных, своеобразно устроенных, привыкших работать в определенном порядке, в определенных комбинациях, вышла из повиновения, потому что нет тормозного помощника, который подавлял бы старые формы деятельности мускулатуры, подчинял бы ее действию коры.

И вот мы наблюдаем чрезвычайно любопытный выход из этого положения. Животное, сохранившее полную ясность и полную отчетливость высших проявлений центральной нервной системы, изыскивает всевозможные приемы для того, чтобы выйти из затруднительного положения. Животное не в состоянии правильно расставить конечности, правильно совершить движение и т. д. Тогда ему остается одно — изыскать такое положение конечностей, которому отсутствие мозжечка не мешает

и которое создает ему максимальную устойчивость. Оно далеко расставляет ноги и держится на этих конечностях. В первые периоды после удаления мозжечка движение ходьбы невозможно, и животное начинает изыскивать различные способы передвижения. Оно начинает сначала ползать, потом ходить у стенки. Если нужно лечь, животное при первых попытках падает на один бок, а в ответ на этот толчок падает на противоположную сторону. Все это ведет к ушибам. Через некоторое время животное изыскивает новую форму укладывания: оно распускает четыре конечности, конечности разъезжаются в четыре различные стороны, животное опускается на грудь и на живот, а потом постепенно из этого положения поворачивается на бок. Если нужно есть, то животное сначала, стоя на четырех ногах, обычным порядком наклоняет голову, чтобы взять пищу. Это вызывает удар подбородком по полу и сильное откидывание головы кверху, затем качательные движения. Через некоторое время вы видите, что животное находит новый способ и выходит из положения тем, что сначала осторожно ложится на живот, кладет голову на пол, осторожно поворачивает ее на бок, бочком из лежачего положения подбирается к пище и после нескольких неудачных движений, не сопровождающихся ударами, берет пищу.

Может быть, то, что мы называем астенией животного, есть не астения, а результат управления своей деятельностью, создания определенных приемов в работе, которые обеспечивают большее благополучие и более удачное использование двигательного аппарата.

20. Ясно, что такие затруднения в управлении мускулатурой создают для животного чрезвычайно большой расход энергии. Простой двигательный акт — переход через комнату, не представляющий никакого труда для нормального животного, — для безмозжечкового животного является довольно сложным актом, потому что оно вынуждено проделать массу лишних движений. Все движения выполняются с чрезмерно большой силой, с массой добавочных движений, и в результате этого для такого движения нужно гораздо больше энергии. Но даже при покое расход энергии гораздо больший, чем у нормального животного, потому что трудно добиться полного покоя мускулатуры. И, действительно, исследования, произведенные Барышниковым, показали, что обмен веществ у голодного безмозжечкового животного всегда выше, чем у нормального. Понять это можно двояко. Может быть, имеется первичное влияние мозжечка на вегетативные функции организма. Для признания такого влияния уже имеется много оснований. Но более вероятно, что повышенный обмен происходит оттого, что безмозжечковое животное не может дать своей мускулатуре полного покоя. Малейшая попытка начать какое-нибудь движение у безмозжечкового животного непременно вызовет ряд противоположных рефлексов, цепь рефлексов, и в результате мы не видим полного покоя мускулатуры. В силу этого говорить об «основном обмене» такого животного, в сущности, не приходится, потому что мы имеем дело не с основным, а с каким-то средним исходным обменом. Все это ведет к тому, что животное усиленно расходует энергию. У него при всяком движении усиливается дыхание, ускоряется кровообращение и т. д. А это все должно вести к легкой утомляемости животного. И действительно, у животного, бывшего под наблюдением в течение шести лет, эта картина бросалась в глаза. Таким образом, астения может являться не первичной мышечной астенией, а быть результатом усиленного расхода энергии, связанного с выполнением некоординированных или малокоординированных и дисметрических движений.

ЛЕКЦИЯ СЕДЬМАЯ

МОЗЖЕЧОК. БОЛЬШИЕ ПОЛУШАРИЯ

1. Основная картина мозжечковых расстройств движения. — *2.* Расстройства чувствительности при удалении мозжечка. — *3.* Вегетативные расстройства при удалении мозжечка. — *4.* Данные Фритча и Гитцига об электрическом раздражении мозговой коры. Расчленение моторной и сенсорной областей. — *5.* Данные Эвальда о моторной функции сенсорных областей. Отличие эффектов раздражения моторной и сенсорных областей. — *6.* Химическое раздражение коры мозга локальным нанесением стрихнина и абсента. — *7.* Сенсорно-моторное значение всех областей мозговых полушарий. — *8.* Основной вывод из опытов с экстирпацией коры больших полушарий. — *9.* Общая картина расстройств при полной экстирпации коры. — *10.* Вопрос об образовании условных рефлексов у животных без коры. — *11.* Результаты опытов с частичной экстирпацией коры. Разница во взглядах Мунка и Ферьера на двигательную область. Последние данные Гордона Холмса. — *12.* Различие взглядов Мунка и Лючиани на распространение чувствительных областей. — *13.* Данные И. П. Павлова на основе изучения условных рефлексов при частичных экстирпациях. — *14.* Учение Флексига о проекционных и ассоциационных зонах. Миелогенетический метод. — *15.* Попытка объяснить противоречия между крупными авторитетами с эволюционной точки зрения. Развертывание больших полушарий и расхождение проекционных зон. — *16.* Постепенное уточнение локализации. Последние данные об электрическом раздражении мозговых извилин у человека.

1. Прошлый раз мы остановились на рассмотрении тех кардинальных симптомов, которые наблюдаются у животных при разрушении мозжечка; затем сопоставили эти кардинальные симптомы с теми явлениями, которые удается наблюдать при искусственном раздражении коры и ядер мозжечка электрическим током.

Как вы помните, дело в основном сводится, с одной стороны, к влиянию мозжечка на тонус мускулатуры, причем необходимо признать двоякое влияние — повышающее и понижающее тонус. Об этом свидетельствуют и опыты с экстирпацией и опыты с раздражением. Затем приходится признать влияние на распределение тонуса. Простая количественная оценка состояния тонуса в смысле гипотонии или гипертонии не дает решения вопроса, потому что речь идет не только о количественных изменениях в ту или иную сторону, но и о создании нового, своеобразного распределения тонуса.

Вторым кардинальным явлением нужно считать влияние мозжечка на течение врожденных проприоцептивных рефлексов. Именно в основном влияние мозжечка на эти проприоцептивные рефлексы является тормозным, так что экстирпация мозжечка сопровождается резким повышением этих проприоцептивных рефлексов и свободой проявления их при каждом двигательном акте; в результате этого выполнение координированных движений является затрудненным, потому что очень резко выступают на сцену моменты сукцессивной координации, влекущие за каждым движением цепь дополнительных движений.

Затем приходится признать нарушение способности оценивать проприоцептивные, а может быть, и некоторые другие, например кожные, импульсы, результатом чего является симптом так называемой дисметрии, который выражается в том, что ни один координированный акт не может быть выполнен с достаточной точностью движений. Все движения совершаются с гораздо большей амплитудой, с гораздо большим размахом, с большей затратой сил, чем это требуется, в результате чего появляется неточность движений, действий и, как последствие этого, атаксия и быстрая утомляемость мускулатуры. Если к этому добавить еще явление дрожания, о котором я говорил прошлый раз, и явление

первичной и вторичной астении, то этим, в сущности, исчерпывается весь ряд явлений.

2. Относительно кожной чувствительности я должен добавить к сказанному в прошлый раз, что у тех животных, которые перенесли операцию удаления мозжечка, через более или менее значительный промежуток времени после операции мы обнаруживаем крайнее повышение рефлексов на кожные раздражения. У всех собак, которые находятся у меня под наблюдением, это выступает в высшей степени отчетливо. Малейшее, в особенности неожиданное прикосновение к тому или иному участку кожи, иногда только к волоскам, сопровождается чрезвычайно резким рефлекторным движением отдергивания конечности, вскидыванием, встряхиванием всего тела, нередко перебрасыванием с места на место. Можно сказать, что у них наблюдается хроническая гиперрефлексия. Эта бурная реакция быстро исчезает при повторных раздражениях и восстановляется только после некоторого промежутка времени. Ее вовсе нет, если животное готово к раздражению (Кунстман и Орбели). Эти факты толкнули нас на то, чтобы специально заняться количественной оценкой состояния кожной чувствительности, а также функциональных свойств двигательных нервов и мышц. Тетяева и Янковская произвели большой ряд определений порогов раздражимости для электрических (прерывистый переменный ток) и термических (тепло) воздействий (рис. 16) и ряд измерений реобазы и хронаксии у нескольких контрольных и нескольких безмозжечковых собак (рис. 17). У некоторых собак такие определения произведены до и после удаления мозжечка. Эти исследования показали, что если нормальные животные характеризуются большим постоянством порогов для электрического и термического раздражения, изохронизмом нерва и мышцы, малыми колебаниями реобазы и хронаксии, наконец симметричностью функциональных свойств правой и левой конечностей, то для безмозжечковых характерны большие колебания порогов иногда даже в течение одного опытного дня, резкие колебания хронаксии, менее резкие колебания реобазы, явления резкого гетерохронизма нерва и мышцы, подчас извращенные отношения, наконец резкая асимметрия для всех названных показателей. Интересно, что у одной собаки, которая обнаружила анизохронию нерва и мышцы в контрольный период, после экстирпации мозжечка начались большие скачки хронаксии, благодаря которым в отдельные моменты появлялась изохрония. Все это еще раз убеждает в том, что мозжечок является высшим адаптационно-трофическим центром, регулирующим функциональное состояние и функциональную готовность рефлекторных дуг, как это было сформулировано Кунстман и мною.

3. Теперь нам нужно остановиться на одном существенном вопросе, на вопросе о механизме возникновения этих влияний мозжечка.

В этом отношении надо сказать, что чего-нибудь определенного в распоряжении у нас нет. Но я должен обратить внимание на одно важное обстоятельство, которое должно послужить руководящей нитью для исследований ближайшего времени.

Именно, уже в течение последних 15—20 лет появлялись отдельные указания на то, что со стороны мозжечка осуществляются влияния на вегетативные функции. Есть указания на то, что раздражение мозжечка сопровождается, например, изменением сосудистого тонуса, изменением кровяного давления.

Действительно, в опытах с искусственным раздражением мозжечка, которые я производил вместе с Зимкиной, обнаруживались иногда

общие явления возбуждения всей симпатической системы, которые выражались в расширении зрачка, резком пиломоторном эффекте, изменении пульса и т. д. Таким образом, бесспорно, что раздражение мозжечка часто сопровождается симпатическими эффектами.

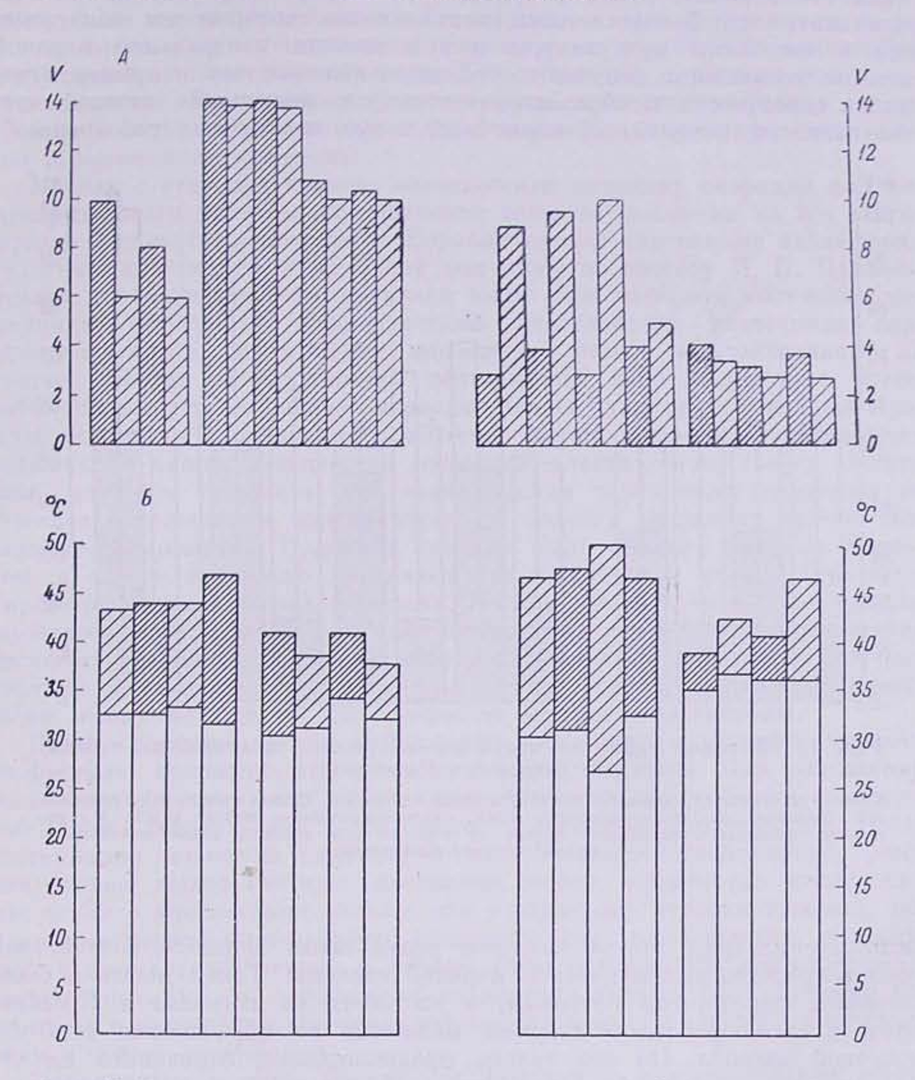


Рис. 16. Влияние удаления мозжечка на пороги возбудимости для электрического (*А*) и теплового (*Б*) раздражителей у собаки. (По Тетяевой и Янковской).

Слева — до операции, *справа* — после удаления мозжечка. *Высота столбиков* — в вольтах (v) для *А*, в градусах (°C) для *Б*. *Часто и редко заштрихованные столбики* — правая и левая конечности.

Хронически оперированные животные, которых мне приходилось наблюдать и которые и сейчас находятся под наблюдением, все обнаруживают явление постоянно повышенного тонуса пиломоторов. У всех без исключения безмозжечковых собак волосы на спине оказываются хронически эрегированными, т. е. в таком состоянии, которое соответ-

ствует возбуждению симпатической системы. Конечно, эта эрекция волос умеренная, средняя, но все безмозжечковые в смысле положения волос резко отличаются от нормальных животных. После операции у них наблюдается также упорная, длительная задержка стула. Если сопоставить эти факты с теми изменениями, которые мы обнаруживаем в состоянии мускулатуры и в состоянии центральной нервной системы, то мыслимо допустить, что такие явления, как например измененная способность к образованию тетануса, повышенне кожной чувствительности, измененный мышечный тонус, измененная работоспособ-

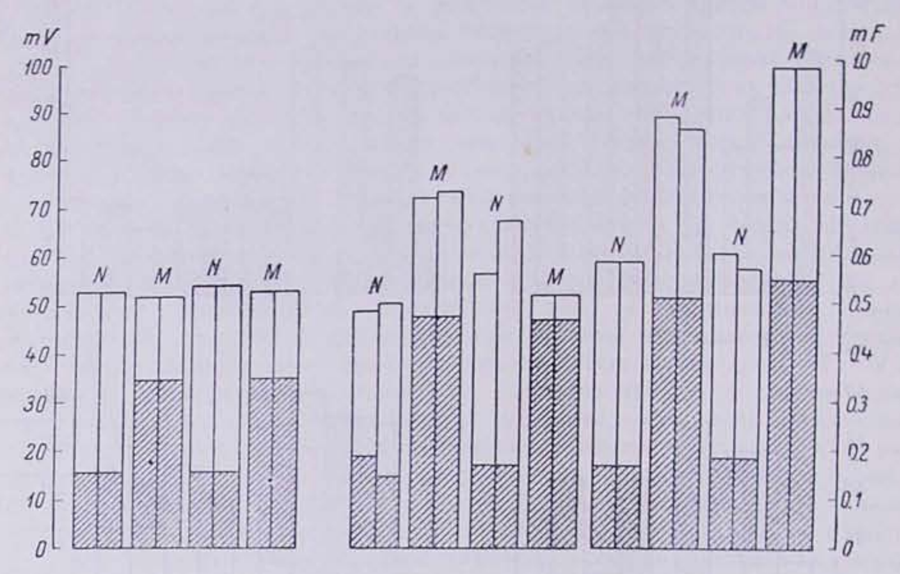


Рис. 17. Влияние удаления мозжечка на реобазу и хронаксию собаки. (По Тетяевой и Янковской).

Слева — до операции, *справа* — после удаления мозжечка. *Шкала слева* — mV, *справа* — mF. *Светлые столбики* — хронаксия в mF, *заштрихованные* — реобаза в mV. *N* — величина реобазы и хронаксии нерва, *M* — то же для мышцы. *Пара столбиков* — правая и левая конечности.

ность мускулатуры, могут являться результатом каких-то воздействий через посредство симпатической нервной системы. Такая мысль и была высказана некоторыми авторами, в частности ее высказал и Крестовников в своей работе о влиянии мозжечка на образование тетануса скелетной мышцы. Но это только предположение, основанное на отдельных разрозненных фактах и отчасти на анатомических отношениях. Вопрос требовал специального подробного исследования. В этом направлении нами был предпринят ряд работ.

Мои сотрудницы А. А. Михельсон и Тихальская показали, что при раздражении мозжечка почти регулярно удается наблюдать отчетливые изменения кровяного давления, которые не могут быть отнесены за счет рассеивания петель тока на нижележащие отделы центральной нервной системы. Такое опасение естественно, потому что мозжечок расположен непосредственно над продолговатым мозгом, над сосудодвигательным центром. Но опыты с подрезыванием мозжечка показывают, что речь идет о влиянии самого мозжечка, а не подлежащих частей.

Далее Зимкина и А. А. Михельсон, подтвердив эти данные, обнаружили при раздражении мозжечка изменения в течении рефлексов с чувствительных нервов на кровяное давление, так называемых прессорных и депрессорных рефлексов. Одно из исследований в этом направлении было начато по собственной инициативе моим сотрудником Асратяном, причем он специально остановился на вопросе об изменениях возбудимости симпатической нервной системы под влиянием раздражения мозжечка. Ему удалось констатировать чрезвычайно резкие сдвиги в порогах возбудимости симпатической нервной системы при очень слабых раздражениях мозжечка.

Наряду с этим мы широко использовали методику операций над пищеварительным трактом для изучения влияния мозжечка на его секреторную и двигательную работу. Воронин провел длительные наблюдения над кишечной петлей, выведенной под кожу по способу И. П. Павлова. Опыты его показали, что имеющая место при голодном состоянии кишечника отчетливая периодическая деятельность кишечника оказывается после экстирпации мозжечка резко заторможенной на многие месяцы. Периодическая деятельность либо отсутствует вовсе, либо сильно ограничена; периоды покоя удлинены, периоды работы укорочены, сокращения ослаблены. Кроме того, после экстирпации мозжечка в кишке развивается состояние пластического тонуса: кишка вяла, наощупь тестовата, при захватывании через кожу пальцами не отвечает сокращением, как в норме, и подолгу сохраняет любую созданную деформацию. Подобное явление было описано впервые Шульцем, а позже, несколько лет назад, его наблюдал в моей лаборатории Гиршберг после введения атропина. Но там это состояние пластичности держалось часа $1^1/_2$—2, а после экстирпации мозжечка оно держится месяцами и притом без каких либо добавочных условий. Весь этот ряд явлений заставляет нас думать, что тут идет речь о нарушении равновесия между функциями двух разделов вегетативной системы.

Далее, Воронин провел наблюдения над выходом пищевой кашицы из фистулы, наложенной в самом конце тонкой кишки. При соблюдении постоянного режима выход этот, после съедания определенной стандартной порции, совершался у его собаки чрезвычайно закономерно. После экстирпации мозжечка картина, оставаясь вполне закономерной, резко изменилась: выход кашицы начинался позже, количество выходящей массы было значительно меньше как в отдельные отрезки времени, так и за весь период пищеварения, кишечный сок, периодически вытекавший в нормальный период в первые часы наблюдения, перестал выделяться вовсе. Все это говорило об ослаблении двигательной функции кишечника и нарушении обычного равновесия между секрецией и всасыванием в пользу всасывания.

Параллельно с этим Воронин и Зимкина в вивисекционной обстановке обнаружили, что раздражение мозжечка вызывает задержку спонтанных сокращений кишечной трубки.

Другому моему сотруднику Кашкай пришлось вести наблюдение над периодической моторной деятельностью желудка, причем обнаружилось, что у животного, обладавшего правильной периодической деятельностью желудка, эта правильная периодическая деятельность оказывалась нарушенной, изменилось соотношение между периодами покоя и работы, периодическая деятельность стала протекать хаотически и неправильно. Наоборот, у животного, у которого периодическая деятельность желудка с самого начала протекала неправильно, она выровнялась и приняла более отчетливый характер.

Итак, со стороны пищеварительного канала мы обнаруживаем ряд явлений, которые, с одной стороны, дают объяснение указанной выше задержке стула у оперированного животного, а с другой стороны, заставляют приписывать мозжечку какое-то отношение к вегетативной нервной системе. Конечно, это еще не дает оснований говорить о механизме этих явлений.

Большой интерес представляет исследование моей сотрудницы Янковской над изменениями химизма крови после экстирпации мозжечка: обнаружились значительные, стойкие сдвиги в содержании калия (повышение), изменение коэффициента $\frac{K}{Ca}$ в пользу калия, крайняя неустойчивость в содержании калия, дающем такие колебания, каких никогда не приходится наблюдать у нормальных животных.

Вся совокупность этих данных позволяет нам теперь утверждать, что мозжечок имеет регуляторное значение как для анимальных, так и для вегетативных функций. Та первая формулировка, которая была дана в моей с Кунстман работе от 1932 г., а перед тем в целом ряде лекций, — именно, что мозжечок представляет собою высший адаптационно-трофический центр основных рефлекторых дуг, — подтверждается. Мы наблюдаем после экстирпации мозжечка неустойчивую чувствительность, неустойчивые рефлексы, обычно чрезвычайно повышенные, и наблюдаем параллельно с этим резкие изменения в состоянии вегетативной нервной системы. Как эти два ряда явлений связаны друг с другом? Можно предположить, как это делают иностранные авторы, что мозжечок является высшим центром симпатической нервной системы, и тогда мы можем себе представить, что вся описанная картина нарушения анимальных функций есть результат освобождения двигательного и чувствительного аппаратов от регулирующих влияний мозжечка, осуществляющихся через симпатическую нервную систему. Явление раздражения есть результат возбуждения симпатической нервной системы. Можно стать на другую точку зрения и присоединиться к мнению, высказанному Асратяном, что речь идет не о высшем симпатическом центре, а о том, что симпатические рефлекторные дуги, так же как и анимальные, выходят из-под контроля мозжечка. При втором представлении речь шла бы о том, что целый ряд рефлекторных дуг различного характера, различного значения, как анимальных, так и вегетативных, параллельно освобождается от регулирующего влияния мозжечка, и тогда причинной зависимости между симпатическими эффектами и нарушением моторики и сенсорных функций не пришлось бы усматривать. Наконец, возможно третье представление, что между всеми этими явлениями существует определенная кольцевая зависимость, которая осложняется тем, что после удаления мозжечка мы имеем дело еще и с эндокринными сдвигами, создающими еще более сложную картину. Этот ряд вопросов стоит совершенно открытым, и если я позволяю себе говорить об этих данных, то не потому, что считаю вопрос о функциях мозжечка достаточно решенным. Наоборот, я считаю, что перед нами открывается широкое поле для исследований и наблюдений. Наши данные позволяют глубже и серьезнее подойти к вопросу о регуляции функций в организме и о роли мозжечка, чем это делалось до сих пор. Они только указывают те пути, по которым должно идти исследование функций мозжечка.

4. Теперь мы перейдем к деятельности больших полушарий мозга, высшей надстройки в центральной нервной системе.

Вы знаете, что попытки систематически изучить функции больших по-

лушарий начались в 40-х годах пошлого столетия. В учении о больших полушариях нам приходится иметь дело все время с двумя группами экспериментов: с попытками подойти к пониманию функции больших полушарий посредством раздражения коры мозга и посредством экстирпации.

В вопросе о раздражении коры больших полушарий долгое время существовало убеждение, что серое вещество коры головного мозга является невозбудимым по отношению к искусственному раздражению, что искусственное, в частности электрическое, раздражение может приводить в деятельное состояние только нервные волокна, следовательно, в центральной нервной системе только белое вещество. Только в 1871 г. Фритчу и Гитцигу удалось установить кардинальный факт, что раздражение определенных участков коры головного мозга может сопровождаться двигательными явлениями со стороны скелетной мускулатуры. Этот факт Фритча и Гитцига составил, с одной стороны, важный пункт в общей физиологии нервной системы: он доказал раздражимость серого вещества мозга в отношении электрического тока; с другой стороны, обнаружил существование специальных пунктов в коре больших полушарий, которые управляют движениями. Как вы знаете, факт выяснения того, что существуют лишь определенные области, раздражение которых сопровождается движением, в то время как другие области двигательных явлений не дают, повел к тому, что кора мозга оказалась расчлененной на двигательные и сенсорные области. Те области мозга, с которых электрическим раздражением удается вызвать двигательные явления, Фритч и Гитциг назвали психомоторной зоной, а остальные отделы были признаны психосенсорными зонами. В настоящее время употребительнее названия «моторная» и «сенсорная зоны», так как это более соответствует объективному методу оценки явлений. Говорить о психомоторных явлениях в то время, когда мы электрическим током раздражаем центральную нервную систему, мы не можем, особенно когда речь идет о животном, относительно которого мы никакого критерия для оценки его психического состояния не имеем.

5. В истории учения об электрическом раздражении центральной нервной системы дальше произошли весьма существенные сдвиги. Вскоре после открытия Фритча и Гитцига, которое было подтверждено целым рядом наблюдателей и может считаться бесспорно правильным, к этой группе фактов были сделаны весьма значительные добавления. А именно Эвальду удалось показать, что моторная область гораздо шире, чем область, принятая Фритчем и Гитцигом, и что так называемые сенсорные зоны Фритча и Гитцига при известных условиях раздражения могут давать двигательные эффекты в поперечнополосатых мышцах. Дело сводилось к тому, что Фритч и Гитциг, в отличие от своих предшественников, сумели подобрать такую степень наркоза, при которой моторная зона оказывалась достаточно возбудимой для того, чтобы вызвать эффекты; но эта степень наркоза была уже достаточной для того, чтобы затушевать двигательные явления, вызываемые со стороны остальных, так называемых сенсорных зон. Заслугой Эвальда явилось то, что он от методики острого опыта перешел к методике опыта хронического или полухронического. Он через трепанационные отверстия под наркозом укреплял электроды в различных участках черепа и получал возможность посылать ток к различным извилинам коры больших полушарий. Укрепив под наркозом, при соблюдении обычных хирургических правил, электроды, он давал животным оправиться от операции и через несколько дней после операции, при полном благополучии животных, посылал через электроды индукционный ток. Оказалось, что при этих

условиях, при полном отсутствии наркоза, при нормальной возбудимости коры головного мозга, двигательные явления получались в ответ на раздражение различных отделов центральной нервной системы.

Тут, однако, бросилась в глаза разница между основной моторной зоной Фритча и Гитцига и теми дополнительными областями, которые были обнаружены Эвальдом. Помимо того, что сенсорные зоны дают эффект лишь при полном отсутствии наркоза и оказываются более чувствительными к наркозу, обнаруживается резкая разница в возбудимости: для раздражения сенсорных областей нужны более сильные токи. Существенным отличием явилось еще то, что с сенсорных областей вызываются движения особого рода. Эти движения касаются при слабых раздражениях только тех мышечных групп, которые непосредственно управляют нашими органами чувств, а при более сильном раздражении вовлекаются и более отдаленные мышцы, но всегда двигательные акты направлены на определенную установку соответствующих органов чувств. Так, например, если раздражение производится в затылочной области, в той области, которую мы должны считать зрительной областью больших полушарий, всегда получаются сочетанные движения глаз, движения конвергенции, дивергенции, поворот глаз вправо, влево, вверх, вниз. При более сильном или более продолжительном раздражении эти явления могут сопровождаться поворотом головы, причем повороты головы являются согласованными с сочетанными движениями глаз. Таким образом, имеется сочетанность сокращений глазной мускулатуры с движениями шейной мускулатуры. Раздражение височной доли, которая является слуховой зоной, сопровождается всегда движениями мышц, управляющих ушной раковиной. При этом наблюдаются поворот уха в сторону и одновременно сокращения шейной мускулатуры, которые ведут к ориентировочному движению головы, к установке головы в таком положении, как будто животное ловит звук с той или иной стороны.

Это обстоятельство заставило сразу думать и заставляет думать и сейчас, что так называемая моторная зона является специализированной лишь в том отношении, что она находится в тесном, непосредственном соседстве с кинэстетической зоной, т. е. с проприоцептивной зоной нашего двигательного аппарата, и той корковой зоной, которая является представительницей кожной чувствительности.

Следовательно, если мы примем во внимание действительно существующие соотношения, именно что в области центральных извилин мы имеем в задней центральной извилине распределение кожной и костно-мышечной чувствительности, а в передней центральной извилине двигательную зону, установленную Фритчем и Гитцигом, то станет понятным, что в этих областях должны быть локализованы по преимуществу те двигательные акты, или, иначе говоря, с этих областей должны вызываться те двигательные акты, которые в норме являются результатом раздражения кожи всей поверхности нашего тела и проприоцептивных приборов всей нашей мускулатуры. В силу этого, конечно, в осуществлении наших двигательных актов этим областям мозга принадлежит доминирующая роль, потому что вся главная масса движений локомоторных и рабочих должна осуществляться под влиянием и под контролем именно этих форм чувствительности, этих рецепторных систем.

Что касается остальных сенсорных зон, именно зрительной, слуховой и, вероятно, обонятельной, то тут дело обстоит иначе. Тут мы имеем дело со специальными видами чувствительности, которые в первую очередь вызывают специализированные движения, связанные с данным родом раздражения. Это приводит нас к тому, что, в сущности, нет прин-

ципиальной разницы между моторными и сенсорными зонами, а в каждом отделе коры больших полушарий мы наряду с сенсорными областями должны усматривать и моторные области, т. е. имеется несколько сенсорных и несколько моторных областей (рис. 18).

Этот мой способ выражения не является, конечно, новым. Такой точки зрения держатся многие, но ее не следует понимать превратно. Из этого не следует делать вывода, что не существует областей, которые являются в истинном смысле м о т о р н ы м и з о н а м и. Если мы возьмем область роландовой борозды и прилегающих к ней центральных извилин — задней и передней, то тут расчленение у человека оказывается довольно совершенным и полным. Опыты, произведенные на людях при раздражении этой области, в условиях хирургической операции, под местной анестезией, при полной сохранности возбудимости коры головного мозга и ясности сознания, показывают, что раздражение передней центральной извилины сопровождается очень отчетливыми двигательными эффектами, при этом очень точно локализованными двигательными эффектами, а минимальное раздражение электрическим током не сопровождается субъективными ощущениями. В настоящее время, на основании опыта первой мировой войны, которая дала очень большой материал для этих пробных раздражений, один из наиболее авторитетных работников в этой области — Гордон Холмс категорически утверждает, что передняя центральная извилина абсолютно свободна от чувствительности и раздражение этой области никакими субъективными ощущениями не сопровождается, тогда как, наоборот, раздражение задней центральной извилины дает разнообразнейшие субъективные ощущения, совершенно точно оцениваемые пациентом, точно локализуемые и вместе с тем свободные от двигательных актов.

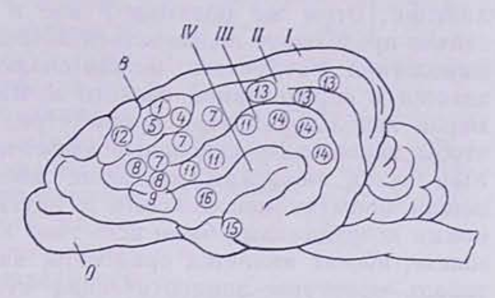


Рис. 18. Двигательные корковые центры собаки. (По Феррьеру).

O — lobus olfactorius, *B* — sulcus cruciatus. *I—IV* — первая—четвертая извилины. Пункты, дающие при раздражении: *1* — вытягивание вперед задней конечности противоположной стороны, *4* — оттягивание назад и аддукцию противоположной задней конечности, *5* — поднятие лопатки и вытягивание вперед противоположной передней конечности, *7* — закрытие век и движение глазного яблока противоположной стороны, *8* — оттягивание и поднятие угла рта противоположной стороны, *9* — открытие пасти и движение языка, *11* — поднятие угла рта и половины лица с закрытием век, *12* — открытие глаз с расширением зрачков и поворот глаз и головы в противоположную сторону, *13* — поворот глаз в противоположную сторону, *14* — приподнятие или оттягивание уха на противоположной стороне, *15* — движения крыла носа на одноименной стороне.

Когда мы переходим к изучению других отделов центральной нервной системы — затылочной или височной области, то там мы, в сущности, тоже находим участки, раздражение которых сопровождается движением. Раздражение затылочной доли может дать сочетанные движения глаз только с определенных, ограниченных точек, которые занимают сравнительно ничтожную долю всей зрительной поверхности. И в височной доле только с ограниченных пунктов удается получить движения ушных раковин или шеи и головы.



Мы вправе думать, что в каждой сенсорной области или около каждой сенсорной области дифференцируется определенная часть мозговой поверхности, которая несет в себе двигательные клетки, дающие начало нисходящим волокнам, связывающимся уже дальше с моторными клетками продолговатого и спинного мозга.

Таковы результаты опытов с раздражением коры головного мозга.

6. В настоящее время мы имеем материал, который пополняет данные электрического раздражения мозга. Именно сюда относятся опыты с химическими раздражителями. Мы знаем в настоящее время, что состояние коры головного мозга может быть резко изменено посредством локального отравления мозгового вещества стрихнином. Этот прием был использован в свое время голландским физиологом Дюссер де Барен для того, чтобы повышением возбудимости определенных областей коры головного мозга облегчить получение моторных эффектов и уточнить вопрос о локализации. Этим же приемом у нас в Ленинграде пользовался Беритов, сейчас продолжает пользоваться лаборатория Ухтомского. Пользуясь терминологией Ухтомского, можно сказать, что посредством стрихнина создается в определенной области мозга состояние доминанты. Дюссер де Барен использовал этот прием стрихнинизации мозга также для того, чтобы исследовать сенсорные эффекты в центральной нервной системе. Уже вслед за этими данными, касавшимися применения стрихнина, пошли попытки использовать и другие вещества. В частности, мною и моими сотрудниками было испытано локальное влияние абсента. Как вы знаете, абсент является средством, внутривенное введение которого вызывает приступы эпилептических судорог (Маньян, Осипов). Относительно этих судорожных припадков, которые вызываются абсентом, так же как относительно генуинных эпилептических приступов, уже раньше было показано, что они носят двойственный характер. Мы различаем в этих судорожных припадках судороги клонические и судороги тонические. Нам удалось показать, что у децеребрированных животных, у которых большие полушария срезаны по передней границе четверохолмия, а стволовая часть мозга и мозжечок сохранены, абсент вызывает только тонические судороги, только медленное, тоническое выпрямление конечностей и шеи, которое в большинстве случаев сопровождается смертью. Ни малейшего намека на клонические судороги, характерные для эпилептического припадка, не наблюдается. Это сходилось с указаниями старых авторов (Циген) на то, что клоническая фаза эпилептического припадка имеет корковое, а тоническая — подкорковое происхождение. Нужно было отнести влияние абсента именно на кору головного мозга. Это обстоятельство натолкнуло нас на мысль испытать действие абсента локально, путем нанесения слабых эмульсий этого вещества на поверхность мозговых извилин. И действительно, мне и Фурсикову удалось показать, что нанесение абсентной эссенции в небольших концентрациях на очень ограниченную поверхность мозговых извилин в двигательной области сопровождается эпилептическим припадком той же силы, той же степени, как и при общем отравлении абсентом. Абсент, который при этом расходуется, составляет ничтожную долю той дозы, которая употребляется при внутривенном введении. Тем не менее эффекты получаются отчетливые, и вся картина эпилептического припадка протекает вполне типично. При этом нам удалось наблюдать следующее, в высшей степени интересное явление. Мы наносили абсент на различные области мозговых полушарий и убедились, что эпилептический припадок может быть получен и при нанесении абсента на отдаленные от двигательной области сферы.

Можно получить эпилептический припадок не только с теменной доли, но и с височной и с затылочной. Как и при джексоновой эпилепсии у человека, мы получали различное начало. Обычно генуинная эпилепсия у человека начинается с движений лицевой мускулатуры и охватывает затем остальные мышечные группы.

В отличие от генуинного типа эпилепсии джексонова эпилепсия, являющаяся результатом локального раздражения мозга каким-нибудь механическим раздражителем, характеризуется тем, что в зависимости от расположения механического раздражителя судорога может начинаться с той или иной группы — с нижней конечности, с верхней конечности, с лицевой мускулатуры.

Абсентная эпилепсия, вызванная посредством внутривенного введения, всегда протекает по типу генуинной эпилепсии, т. е. судорога начинается с мимической мускулатуры и затем охватывает остальную мускулатуру. Когда мы с Фурсиковым наносили абсент локально посредством маленького тампончика на тот или иной участок мозговой коры, мы получали припадок эпилепсии, но он начинался, по образцу джексоновой эпилепсии, с различных мышечных групп в зависимости от того, на какую область мы наносили абсент. При раздражении затылочной области нам приходилось видеть различные движения глазных яблок, поворот головы в определенную сторону, поворот, сочетанный с движениями глазных яблок. При раздражении височной области наблюдались явления, направленные на установку слухового прибора, а затем уже общие судороги (рис. 19). Эти данные находятся в полной аналогии с теми данными, которые получены путем электрического раздражения. Чрезвычайно интересным, конечно, является еще то обстоятельство, что, так же как при электрическом раздражении, различные области мозга оказываются неодинаково раздражимыми для абсента. Уже в обстановке острого опыта под наркозом электрическое раздражение двигательной области сопровождается эффектами, а сенсорные области дают эффект только при условии полной свободы от наркоза. Для двигательной области достаточны более слабые токи. Такая же разница выступила и в отношении абсентного раздражения. При нанесении на моторную зону мы получали эпилептический припадок при малой концентрации абсента и с очень коротким латентным периодом, составлявшим всего 1—2 минуты. При раздражении зрительной и слуховой областей нам приходилось применять более высокие концентрации и выжидать иногда 4, 6, 7 минут, чтобы наступили эпилептические припадки. Приведенная только что точка зрения на кортикальное происхождение клонической фазы генуинных и абсентных эпилептических приступов оспаривается Сперанским, который считает, что весь эпилептический приступ может протечь за счет подкорковых узлов. Основывается Сперанский на своих исследованиях экспериментальной эпилепсии при замораживании мозга. Наоборот, Проппер, вызывая эпилептический приступ сильным электрическим током, обнаружил, что выключение коры путем охлаждения по методу Тренделенбурга, видоизмененному Ющенко, ведет к выпадению клонической фазы. Точно так же в опытах Прикладовицкого, изучавшего эпи-

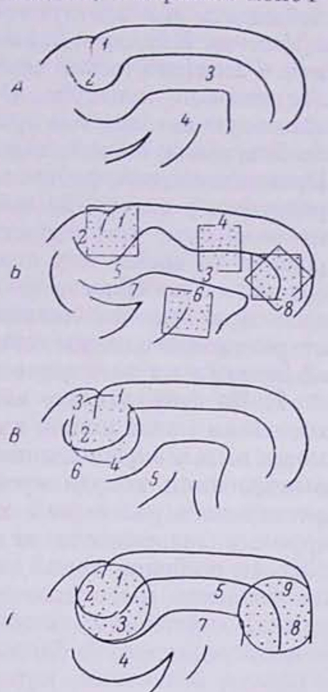


Рис. 19. Поверхность коры мозга 4 кошек (*А—Г*), у которых параллельно испытывалось раздражение коры индукционным током (*цифры*) и нанесением фильтровальной бумаги, смоченной 1%-м абсентом. (По Орбели и Фурсикову).

лептовидные припадки под влиянием повышенного парциального давления кислорода, децеребрация устраняла наступление судорог.

Особенный интерес этот вопрос приобретает при эволюционном подходе. Как известно, большие полушария у лягушки являются функционально еще мало развитыми, и до настоящего времени никому не удалось наблюдать при электрическом раздражении их каких-либо двигательных эффектов. Наряду с этим Фурсиков еще в 1920 г. обнаружил, что введение в лимфатический мешок лягушки абсента ведет к развитию не эпилептического приступа, а каталепсии. Несколько позже Ющенко вызывал типичную каталепсию при локальном нанесении абсента на задний полюс больших полушарий, вероятно, за счет влияния на зрительные чертоги. Прикладовицкий, работая над мышами, показал, что в первые дни после рождения у мышей не наступает эпилептических припадков ни под влиянием абсента, ни под влиянием высоких парциальных давлений кислорода, в то время как стрихнин в эти дни дает уже типичную картину судорог. Способность давать эпилептический приступ под влиянием абсента и высоких давлений кислорода появляется на пятом-шестом дне от рождения одновременно со способностью реагировать двигательными эффектами на электрическое раздражение коры.

7. Из этих данных электрического и химического раздражения коры головного мозга можно сделать основной вывод, что мы в коре головного мозга имеем определенные участки, раздражение которых сопровождается выполнением координированных двигательных актов. Эти двигательные акты носят различный характер с различным вовлечением мышечных групп в зависимости от того, какая область раздражается. Некоторые области особенно легко дают двигательный эффект, распространяющийся на большие мышечные отделы, сопровождающийся движениями глаз, языка, движениями конечностей и туловища. Эти области находятся в непосредственной близости, в непосредственном соседстве с теми сенсорными областями, которые нужно рассматривать как проекцию проприоцептивных аппаратов и кожной чувствительности. Наряду с этим имеются области, которые дают движения более специализированные, направленные на определенную ориентацию головы и на установку органов чувств. Они связаны с областями проекции высших органов чувств.

8. Параллельно с работами по методу раздражения коры головного мозга, даже несколько раньше, начались опыты с экстирпацией, попытки выяснить роль мозговых полушарий посредством удаления тех или иных частей полушарий. Эти опыты приходится разделить на две большие группы — с полной экстирпацией всей коры больших полушарий и с частичной экстирпацией их. Наиболее сложными явились опыты с полной экстирпацией, а опыты с частичным разрушением осуществлялись легче, но зато они и дали меньше оснований для окончательных заключений о роли мозговых полушарий в жизни животного. Если кратко суммировать результаты опытов с полной экстирпацией коры мозговых полушарий, то нужно сказать, что она сопровождается резкими расстройствами в поведении животных. Эти расстройства дают основание утверждать, что кору больших полушарий нужно считать органом индивидуального приспособления животного к новым условиям жизни. Все то, что мы обозначаем словами «научение» или «приобретение личных навыков», «приобретение личного опыта», «индивидуальное приспособление», «приноровление к новым условиям существования», — все это является результатом деятельности больших полушарий мозга.

Такое заключение основано на том, что в тех случаях, когда удается осуществить действительно полную экстирпацию мозговых полушарий

и удержать животное в течение более или менее продолжительного времени при жизни, обнаруживается картина утраты всех тех форм деятельности, которые мы должны считать и имеем основание считать результатом индивидуального приспособления, плодом личного индивидуального опыта именно данного животного. Наряду с этим оказываются совершенно нетронутыми и вполне благополучно осуществляемыми все те формы деятельности, которые носят унаследованный, врожденный характер. Вполне отчетливо эти явления были обнаружены Гольцем, которому удалось впервые получить собак без больших полушарий и удержать их на протяжении полутора лет. Впоследствии таким же образом собаки были оперированы Ротманом в Берлине и Зеленым в Ленинграде. Данные Ротмана и Зеленого вполне согласуются с данными Гольца. Никаких существенных отличий не было. Только в самое последнее время Зеленый сделал попытку несколько отойти от первоначальной точки зрения.

9. Основная картина заключается в том, что, в противоположность животным с экстирпированным мозжечком, животные без больших полушарий представляются глубокими идиотами. Вы видите животное, которое бо́льшую часть дня проводит во сне. От сна оно пробуждается только под влиянием ограниченного числа импульсов — импульсов, исходящих по преимуществу из внутренних органов, т. е. в результате переполнения мочевого пузыря, переполнения прямой кишки или пустоты в верхних отделах желудочно-кишечного тракта. Через много часов после принятия пищи, т. е. после полного опорожнения желудка, при переполнении прямой кишки и пузыря, животное пробуждается и начинает ходить, покуда не освободится от экскрементов и мочи и не будет накормлено. После этого опять наступает более или менее продолжительный сон. В течение многих месяцев жизни, до полутора-двух лет, у животных (если экстирпация действительно произведена полно) не развивается способность добывать себе пищу и устанавливать какую-либо связь с окружающими животными и людьми и нет никаких специализированных реакций. Наряду с этим обнаруживаются стереотипные, хотя и более или менее сложные акты поведения. Вполне благополучно совершаются акты ходьбы, бега. Зеленый обнаружил более сложные движения, которые можно трактовать как явления «игры» — своеобразный бег собаки, с попеременным перекидыванием передней части туловища то вправо, то влево, с очень значительным наклоном головы, т. е. такие формы движения, которые мы видим у собак, когда они играют. Эти движения, как оказывается, очень отчетливо воспроизводятся собакой без больших полушарий. Проснувшись, выполнив свои элементарные акты «самообслуживания», животное начинает иногда играть в течение некоторого времени и после этого уже засыпает. Вместе с тем заставить эту собаку играть по вашему зову, по вашему приглашению, за приманку, за веревочку или бумажку не удается, хотя это легко удается сделать с нормальной собакой или кошкой. На такие раздражения животное не реагирует и никакой связи с ними не устанавливает.

10. Дальше, интересно, что опыты с условными рефлексами, попытки выработать условные рефлексы до сих пор сопровождались неудачами. Однако в последнее время под наблюдением Зеленого было несколько животных, у которых была произведена довольно полная экстирпация больших полушарий, но тем не менее выработка условных рефлексов шла более или менее успешно. Я боюсь ошибиться, но у меня впечатление такое, что Зеленый как будто бы сознательно оставляет небольшой участок коры больших полушарий. У меня впечатление такое, что речь

идет о том, что удаляется громадная масса больших полушарий и сознательно сохраняется небольшая зона, небольшой участок. При этих условиях условные рефлексы вырабатываются. В моей лаборатории имелась кошка, у которой я старался возможно полно удалить большие полушария, но надо было думать, что те извилины, которые лежат на основании мозга, в частности gyrus pyriformis, должны были остаться. Это и подтвердилось на аутопсии. У этой кошки выработка условных рефлексов шла довольно успешно: Панкратову удалось выработать у нее определенные условные рефлексы и дифференцировку к этим условным рефлексам.

В качестве безусловного раздражителя было взято ущемление пальцами хвоста, вызывавшее у животного бурную генерализованную агрессивную реакцию: животное шипело, фыркало, урчало, мотало головой, скалило зубы, пятилось назад и т. д., без того чтобы произвести дифференцированные направленные движения для устранения раздражителя или нападения на виновника. Эта реакция, упорно державшаяся у животного, легко была связана после ряда сочетаний со звуком метронома (100 ударов в секунду).

В процессе выработки условного рефлекса выявился ряд фаз и изменений в поведении животного, которые Панкратов характеризует как стадию каталепсии, стадию генерализации и стадию дифференцировки. Именно первые десятки сочетаний звука с болевым раздражителем повели к ослаблению исходной ориентировочной реакции на звук и к восстановлению каталептоидного состояния, характерного для свежеоперированных таламических животных. Позже образовался генерализованный условный рефлекс на все звуки, и параллельно с этим появился условный, тоже генерализованный рефлекс на прикосновение к коже; наконец остался только условный рефлекс на звук метронома. Выработка дифференцировки по ритму (200 ударов в секунду от 100 ударов) потребовала 300 сочетаний, но и после этого дифференцировка была только относительной.

Самый факт выработки условных рефлексов, таким образом, подтвержден. Но какой из этого сделать вывод — является вопросом, который требует своего разрешения. Зеленый склоняется к мысли, что выработка условных рефлексов возможна и без участия больших полушарий, что небольшие остатки коры должны рассматриваться только как защитный покров нижележащих отделов, сам по себе лишенный функциональной способности. Я лично думаю, что образование условных рефлексов нужно относить за счет тех остатков коры, которые случайно или умышленно оставлены у животного. Но возможно, что прав Зеленый.

11. Что дают нам опыты с частичной экстирпацией? В этом отношении наиболее существенные данные, уже совершенно ясно определившие картину, исходят от трех авторов — от Мунка, Лючиани и Феррьера. Это три лица, которые много времени и труда затратили на работы с частичной экстирпацией больших полушарий и внесли наибольшую ясность в это дело.

Данные всех трех авторов могут быть сформулированы так, что они признают расчленение коры головного мозга на различные зоны, на различные области, являющиеся корковым представительством различных рецепторных систем нашего организма. Следовательно, они в коре головного мозга усматривают отдельные зоны представительства рецепторных систем. Однако между их взглядами существуют некоторые различия.

Существенное расхождение во взглядах между Мунком и Феррьером заключалось в трактовке роли моторной зоны. Именно Мунк расчленил

кору больших полушарий на различные сенсорные области — зрительную, слуховую, обонятельную, вкусовую — и выделил переднюю половину теменной области под названием Gefühlsphäre, подразумевая под этим корковое представительство всех видов кожной и костно-мышечной чувствительностей. Таким образом, при делении на зоны Мунк не оставил области моторной. Вся кора мозга оказалась сенсорной. Что касается моторной зоны, то она попросту отождествлялась с проекционной областью костно-мышечной чувствительности. Отождествление моторной области и кинэстетической особенно решительно проводил Бастиан, склонен был к этой точке зрения и И. П. Павлов. Феррьер на основании своих опытов, частью с экстирпацией, частью с раздражением коры мозга, пришел к заключению, что из этой области должна быть выделена совершенно специфическая, чисто двигательная область, которая является именно областью, посылающей нисходящие волокна к двигательным клеткам спинного мозга, управляющей движением, но не дающей никаких явлений чувствительности. Следовательно, Феррьер различал у животных, и в особенности у высших животных, у обезьян, кинэстетическую зону и моторную в истинном смысле слова, т. е. как родоначальницу нисходящих волокон. Как вы знаете, опыты последних лет на человеческом материале делают в отношении человека более правдоподобной именно точку зрения Феррьера (Гордон Холмс). В остальном существенных различий нет, потому что топография тех областей, которые связаны с различными сенсорными аппаратами, оказывается совпадающей в основных частях у Мунка и Феррьера.

12. Основное различие во взглядах Мунка и Лючиани заключается в том, что они отводят различным сенсорным областям различные размеры поверхности больших полушарий. Опять-таки нет расхождений относительно основной топографии. Затылочная область рассматривается как проекция зрительного аппарата, височная — слухового аппарата, теменная — как проекция кожной и костно-мышечной чувствительностей, боковая поверхность и основание мозга — как проекция области вкусовой и обонятельной. В этом отношении разницы нет. Но размеры поверхностей оказываются резко различными. По представлению Мунка, эти зоны оказываются точно очерченными и друг от друга разграниченными. Всю поверхность мозга Мунк разрезает на отделы, которые носят представительство либо зрительного прибора, либо слухового прибора, либо вкусового, либо обонятельного (рис. 20).

По представлению Лючиани, дело обстоит не так. Имеет место лишь относительное участие той или иной области в восприятии специализированных чувствительных показаний. Следовательно, если вы берете затылочную область, то она по преимуществу является представительницей зрительного аппарата. Но в затылочной же области заканчиваются и волокна, идущие от других рецепторных систем. А с другой стороны, зрительные элементы, элементы, воспринимающие импульсы из зрительных волокон, оказываются локализованными не только в затылочной области, но также и в височной и теменной. Иначе говоря, каждая сенсорная область оказывается гораздо более широкой, гораздо более распространенной, чем по представлению Мунка, и наряду с этим имеется переслаивание зон друг с другом. Вы не можете найти таких областей, которые относились бы исключительно к зрительному аппарату или исключительно к слуховому аппарату. Все они оказываются в значительной степени перепутанными и переслоенными, но только имеется некоторая относительная концентрация клеток, связанных с тем или иным видом периферических рецепторов (рис. 21).

13. Надо сказать, что в этом отношении накопился большой материал, собранный по методу условных рефлексов в лаборатории И. П. Павлова. В 1907—1909 гг. И. П. Павлов усиленно занимался частичной экстирпацией коры головного мозга и изучением условных рефлексов у таких животных. Основной вывод, к которому он пришел, таков, что хотя существует известная локализация, но она относительна, что сенсорные зоны должны рассматриваться как переслоенные друг с другом, т. е. в основном его вывод совершенно совпадает с выводом Лючиани. И. П. Павлов пришел к заключению, что можно говорить о полном выпадении какого-

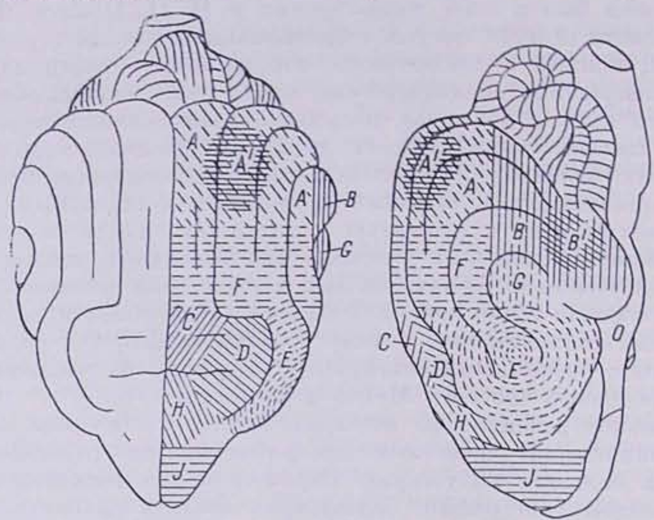


Рис. 20. Мозг собаки с топографией сенсорных областей. (По Мунку. Из Лючиани).

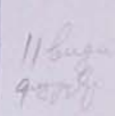
Слева — сверху; *справа* — сбоку. *A* — зрительная сфера; *A*¹ — очаг, удаление которого ведет к психической слепоте; *B* — слуховая сфера; *B*¹ — очаг, удаление которого вызывает психическую глухоту; *C—J* — сфера чувствительности тела: *C* — для задней, *D* — для передней конечности, *E* — для головы, *F* — для глаз, *G* — для ушей, *H* — для шеи, *J* — для туловища.

либо вида чувствительности и о полной потере способности выработать условный рефлекс с той или иной чувствующей поверхности только при условии, если вся кора мозга или почти вся кора мозга удалена: если остаются хоть небольшие участки коры, то любая воспринимающая поверхность, любая рецепторная система оказывается более или менее представленной. Этим не исключается и не устраняется то обстоятельство, что определенный отдел имеет преимущественное отношение к тому или иному органу чувств, именно затылочная область к зрительному аппарату, височная к слуховому и т. д.

14. Говоря об этом вопросе, нам нельзя обойти молчанием точку зрения Флексига — психиатра, который составил свою картину топографии больших полушарий, но основанную не на опытах физиологического характера, а на морфологических исследованиях.

Как вы знаете, Флексиг является создателем метода миелогенетического изучения мозга. Именно Флексиг показал впервые, что возникновение миелиновых оболочек у волокон внутри центральной нервной системы происходит в различные периоды эмбрионального и постэмбрионального развития и та или иная проводящая система может считаться вполне сформированной и готовой к проявлению и выполнению своей

функции лишь после того, как образуется мякотная оболочка. Флексигу удалось обнаружить, что в различные периоды эмбрионального развития идет миелинизация различных проводящих систем центральной нервной системы. Флексиг использовал это обстоятельство для выделения отдельных систем и этот способ назвал миелогенетическим методом. Он обрабатывал центральную нервную систему эмбрионов различного возраста, различных моментов развития специальными методами для окраски миелиновых оболочек и таким образом прослеживал ход возникновения или ход созревания тех или иных проводящих систем. Пользуясь этим мето-



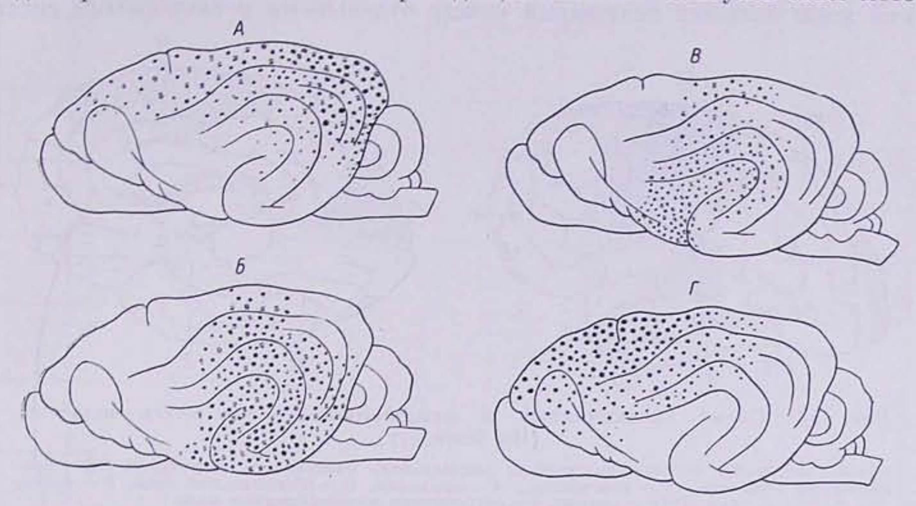


Рис. 21. Сенсорные области коры мозга собаки. (По Лючиани).

А — зрительная, *Б* — слуховая, *В* — обонятельная сферы, *Г* — сфера чувствительности тела (сомэстетическая).

дом, Флексиг выделил из всей массы проводящих волокон несколько групп, с различной скоростью развивающихся в эмбриональной жизни. Он выделил в больших полушариях волокна проекционные, идущие из других отделов центральной нервной системы к коре больших полушарий и составляющие бóльшую часть coronae radiatae больших полушарий, затем систему нисходящих моторных волокон, которые от пирамидных клеток двигательной области спускаются книзу, и, наконец, систему тангенциально идущих волокон, названных им ассоциационными волокнами, которые тянутся от одних извилин мозга к другим извилинам внутри больших полушарий и устанавливают связь между различными извилинами. По данным Флексига, эти ассоциационные волокна развиваются позже проекционных. Сначала развиваются проекционные волокна и устанавливают связь коры мозга с нижележащими отделами и через них с рецепторными органами, а также нисходящие двигательные волокна, связывающие кору мозга через посредство бульбарных и спинальных двигательных клеток с мускулатурой, а затем уже ассоциационные волокна, создающие связь между отдельными проекционными зонами. Обрабатывая мозги и изучая их, Флексиг пришел к заключению, что системы проекционных радиарных волокон направляются не ко всей поверхности больших полушарий, а только к определенным отделам, и только сравнительно ограниченные участки больших полушарий можно, по его мнению, рассматривать как проекционные зоны, т. е. как зоны представительства различных рецепторных систем. Значительная часть

больших полушарий, по представлению Флексига, остается свободной от проекционных зон и должна рассматриваться как ассоциационная часть центральной нервной системы, как отделы, которые только используются для установления анатомической и функциональной связи между проекционными зонами (рис. 22).

Таким образом, вы видите, что точка зрения Флексига является отступлением от точки зрения Мунка в противоположную сторону по сравнению с Лючиани. Если мы за исходную возьмем ту картину, которую рисует Мунк, — точное разграничение проекционных зон и распределение всей коры больших полушарий между отдельными рецепторными систе-

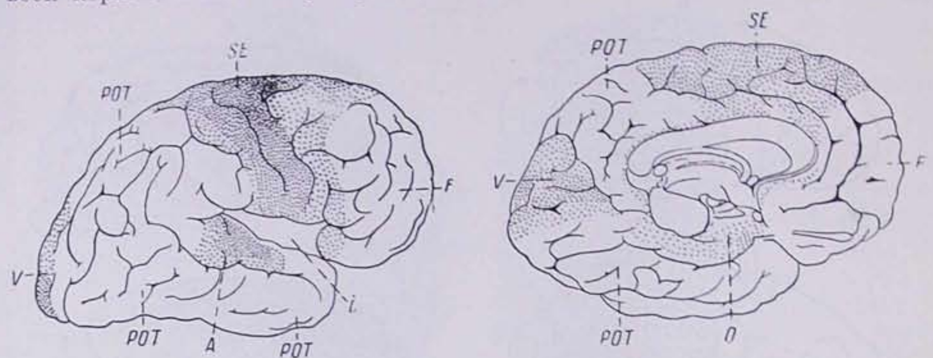


Рис. 22. Схема проекционных и ассоциационных зон мозга человека. (По Флексигу).

Слева — наружная, *справа* — внутренняя (медиальная) поверхность полушария. *SE* — проекционная зона тела, *V* — зрительная, *A* — слуховая, *O* — обонятельная зоны, *F* — передняя, *POT* — задняя, *i* — островковая ассоциационные зоны.

мами, то от этой исходной точки зрения имеется два отступления. Одно — Лючиани и И. П. Павлова, которые считают, что Мунк слишком точно разграничил проекционные области, тогда как они в действительности являются более широкими и переслоенными друг с другом. Другое отступление — Флексига, который утверждает, что Мунк слишком расширил эти проекционные зоны, что в действительности они гораздо более ограничены и не только не переслаиваются, но даже не соприкасаются друг с другом, а оказываются отделенными друг от друга индифферентными ассоциационными участками.

Однако нельзя вполне аналогизировать точки зрения И. П. Павлова и Лючиани, так как последний приписывает областям переслаивания проекционных зон специальное значение вроде того, которое Флексиг приписывает зонам ассоциационным, — объединение показаний различных органов чувств.

15. Эти противоречия между такими видными работниками в этой области, как мне кажется, находят себе объяснение в том, что исследователи пользовались различным материалом и различными методами наблюдения. Мне представляется, что разобраться в этом явлении можно только при условии, если обратиться от наших обычных лабораторных животных, на которых экспериментировали Лючиани, Мунк и И. П. Павлов, к низшим представителям позвоночного царства — к птицам. Опыты с экстирпацией коры мозга у птиц привели всех, кто работал в этом направлении, к заключению, что там никакой локализации не существует, что все отделы полушарий мозга птиц являются равноценными и, следовательно, если у птиц удалить более или менее значительные участки полу-

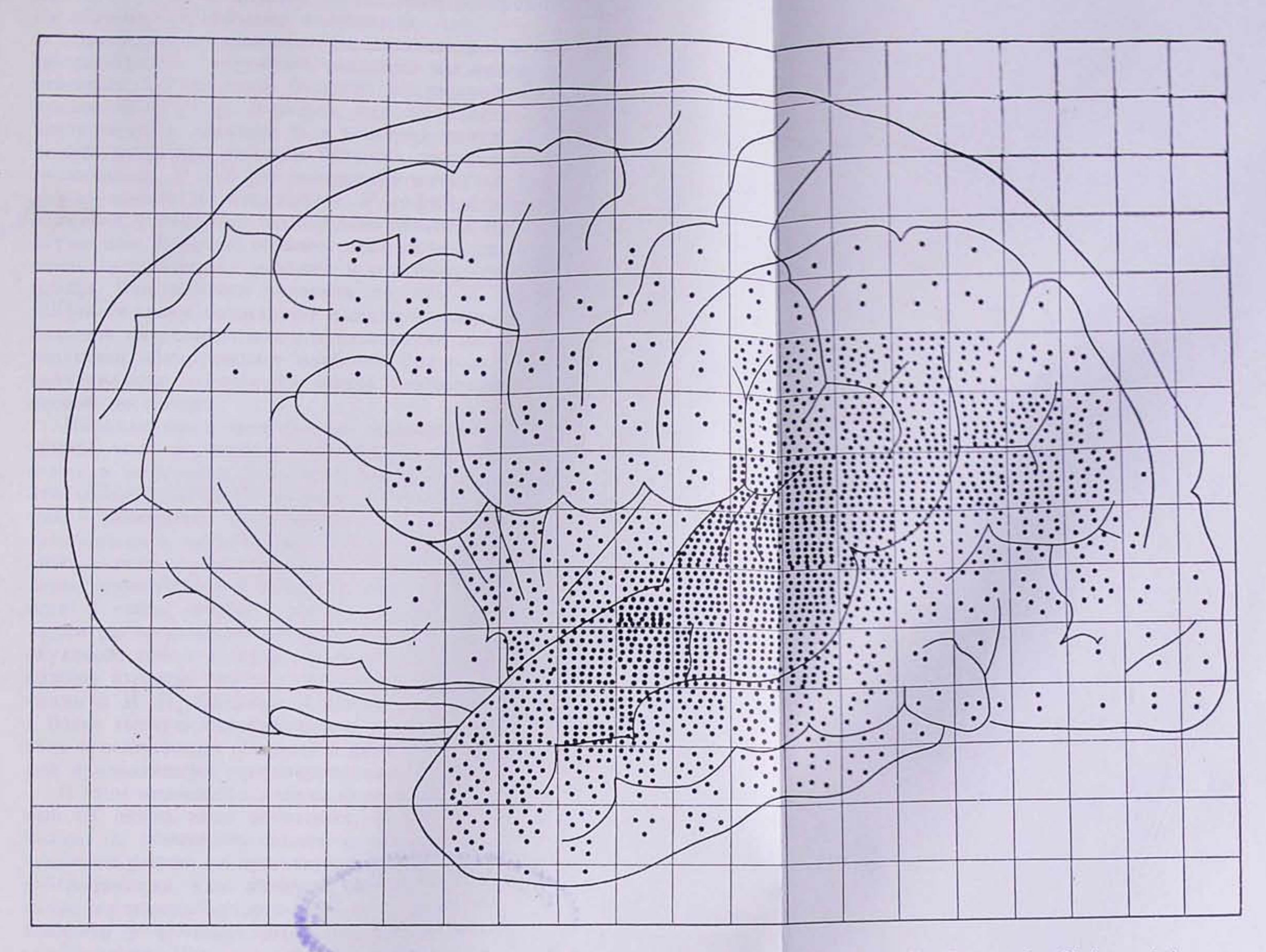


Рис. 23. Область восприятия словесных образов, полученная статистическим методом. (По Нисслю фон Мейендорфу).

шарий, то обнаруживается способность реагировать и устанавливать определенную связь за счет всех рецепторных систем. Следовательно, мы имеем дело с полным отсутствием распределения представительства на поверхности больших полушарий.

Принимая во внимание это обстоятельство, я представляю себе дело таким образом. В процессе эволюции мы имеем дело не только с количественным ростом коры больших полушарий. Этот количественный рост чрезвычайно резко выражен, как вы знаете: именно задняя стволовая часть мозга у лягушки и у человека почти не дает существенных различий, тогда как размеры больших полушарий оказываются совершенно различными. У рыб мы полушарий почти не видим. Там речь идет о каком-то намеке на полушария. У амфибий эти полушария начинают выявляться, у птиц они значительно развиты, но все-таки еще не покрывают двухолмия. Если мы возьмем млекопитающих, то от кролика до собаки — очень существенная разница в относительных размерах этого мозгового плаща. Что касается человека, то, как вы знаете, подавляющую массу головного мозга составляют именно большие полушария. Таким образом, большие полушария мозга представляют собою отдел, который в процессе эволюции обнаруживает наиболее быстрые темпы развития и наиболее значительные отклонения между различными представителями зоологической лестницы.

Параллельно с этим фактом количественного развития больших полушарий, конечно, можно себе представить и быстрый прогресс распределения и уточнения функций. Следовательно, мы у низших представителей можем себе легко представить полное отсутствие локализации функций, — небольшие зачаточные полушария оказываются в равной мере связанными с любым рецепторным аппаратом на периферии без какого-либо намека на локализацию. Затем начинается постепенное распределение проекционных областей: у средних представителей млекопитающих, у собак, кошек — наших обычных лабораторных животных — мы видим распределение областей и связь их либо со зрительной, либо со слуховой, либо с кожной чувствительностью, но эти области оказываются сплошь и рядом неточно разграниченными, как это показали опыты Лючиани и И. П. Павлова. У высших позвоночных мы находим все более и более точную локализацию и в конце концов уже полное обособление этих проекционных областей и даже наличие промежуточных зон, которые как проекционные рассматриваться не могут.

В этом отношении нельзя переносить безоговорочно выводы, полученные на одном виде животных, на более или менее отдаленные виды, нельзя на основании опытов с птицами говорить, что никакой локализации ни у кого не существует, нельзя на основании отсутствия точного разграничения или наличия переслоенности у собак утверждать, что такая же переслоенность имеется у человекообразных обезьян или в особенности у человека. Это, мне кажется, является основной причиной расхождения. Как раз наблюдения Флексига, на основании которых он дал картину расчленения коры на проекционные и ассоциационные зоны, производились по преимуществу над мозгами человеческих эмбрионов. Вполне естественно, что ему удалось наткнуться на большее дифференцирование областей, на относительно более точную локализацию, чем у низших представителей позвоночных.

Моя мысль сводится к тому, что по мере развертывания мозгового плаща, по мере увеличения его относительной роли в жизни организма, по мере усложнения функций больших полушарий мы обнаруживаем и уточнение локализации, и все большее и большее развитие принципа

локализации функций в центральной нервной системе. Под локализацией функций я понимаю в данном случае именно только наличие непосредственной связи между определенными участками коры и определенными рецепторными периферическими поверхностями или рабочими органами.

Привожу для наглядности рисунки из работ Флексига и Ниссля фон Мейендорфа. Рис. 22 представляет распределение проекционных зон у человека на основании миелогенетического изучения, рис. 23 — картину, полученную путем нанесения на сетку мозговых извилин номеров тех клинических случаев, при которых картина глухоты к словам была связана с поражением этих извилин. Как видно по относительной тесноте распределения цифр в некоторых извилинах, особенно часто поражаемых, получается рисунок, очень похожий на слуховую сферу Флексига.[1]

16. Такие же противоречия мы наблюдаем и в отношении двигательного аппарата. Если мы обратимся к тем результатам, которые дает искусственное раздражение мозга у обычных лабораторных животных, то надо сказать, что тут локализация очень относительная. Дело ограничивается только тем, что все принимают за двигательную область у собак или кошек область сигмовидной извилины. Но всякий, кто работал с раздражением коры мозга, может сказать, что каждый индивидуум дает некоторые отклонения. Нельзя точно обозначить тот пункт, который является пунктом, вызывающим движение именно задней конечности или именно передней конечности. Каждый раз приходится эти пункты отыскивать, и относительное распределение их оказывается более или менее различным.

Когда вы переходите к человеческому мозгу, то это явление там тоже имеет место, но уже область смещения пунктов, вызывающих движения той или иной конечности, оказывается очень ограниченной. Вся двигательная область растянута в виде длинной передней центральной извилины, и во всяком случае совершенно категорически можно утверждать, что верхняя треть передней центральной извилины у человека управляет движениями нижней конечности, средняя треть — движениями туловища и плечевого пояса, а нижняя треть — движениями шеи и головы. Хирурги убеждаются, что иногда приходится искать и проверять детальную локализацию, но во всяком случае вся эта локализация до такой степени точно установлена и оказывается точно очерченной, что хирурги без промаха производят трепанационные отверстия, подбираются и находят опухоль, разрушение или рубцовое стягивание именно на основании двигательных расстройств, которые они наблюдали у пациента до операции. Следовательно, мы в двигательных областях у человека обнаруживаем большее уточнение локализации по сравнению с животными.

То же самое касается всех сенсорных областей. В отношении задней центральной извилины большой материал накопился на основании опыта войны, опять-таки благодаря тому, что случаи трепанации черепа в теменной области были использованы для того, чтобы произвести раздражение отдельных пунктов задней центральной извилины. При этом оказалось, что имеется абсолютный параллелизм между передней и задней центральными извилинами. При раздражении задней центральной извилины человек дает определенные субъективные показания. Находясь в полном сознании, без наркоза, он указывает, что испытывает ощущение ползания мурашек, ощущение тепла или холода; иногда некоторые пациенты говорят об ощущении легкой боли в строго ограниченной области.

[1] Для удобства воспроизведения рисунка номера клинических случаев заменены точками. (*Ред.*).

Они различно локализируют эти ощущения и, в зависимости от пункта раздражения, указывают кисть левой руки или кисть правой руки, плечевую область или область предплечья, спины или туловища. Они могут показывать рукой тот участок кожи, в котором они испытывают такие субъективные ощущения. Интересно, что могут получаться качественно разнообразные субъективные показания — ползание мурашек, боль или температурные ощущения. Одни пациенты дают преимущественно показания температурные, другие преимущественно тактильные, но вопрос о локализации всегда остается общим. Параллельно с теми частями передней центральной извилины, которые дают движения нижней конечности, в задней центральной извилине обнаруживаются отделы, которые дают субъективные ощущения для нижней конечности; области передней центральной извилины, которая управляет движениями шеи и головы, в задней центральной извилине соответствует участок, вызывающий субъективное ощущение в соответствующем отделе кожи.

Можно, следовательно, сказать, что мы здесь получаем все большее и большее уточнение локализации функций в смысле наличия связи между определенными участками коры больших полушарий и периферическими чувствительными и двигательными аппаратами. С эволюционной точки зрения все эти явления становятся вполне естественными и понятными.

ЛЕКЦИЯ ВОСЬМАЯ

ПСИХОФИЗИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

1. Обзор представлений о конструкции и функциях больших полушарий. — *2.* О переносе данных физиологического эксперимента с животных на человека. — *3.* Детали конструкции проекционных зон по учению Мунка. — *4.* Взгляд на этот вопрос И. П. Павлова. — *5.* Особенности конструкции проекционных зон у человека. — *6.* Контроверзы по вопросу о субъективном и объективном методах. — *7.* Реальность субъективного мира. Затруднения в установлении точной зависимости субъективных явлений от тех или иных физиологических процессов. — *8.* Вопрос об изучении чужого субъективного мира. — *9.* Незаконность отрицания чужого субъективного мира. Необоснованность и ненадежность антропоморфического метода. — *10.* Ограниченность исключительно объективного метода изучения нервной системы человека. Польза изучения субъективных явлений. — *11.* Психофизическая проблема. — *12.* Совпадение результатов при правильном изучении объективных и субъективных явлений. Работы Геринга. — *13.* Сон.

1. В последней лекции мы остановились на рассмотрении вопроса о локализации в больших полушариях мозга и о функции различных отделов. Как вы помните, трудами Мунка, Феррьера и других авторов, работавших в этой области, установлены наличие разделения поверхности коры между отдельными чувствительностями и существование определенных проекционных зон, которые являются корковыми представителями различных рецепторных систем нашего тела. Затем мы видели определенные области, которые нужно рассматривать как двигательные области больших полушарий. Относительно двигательной области мы исходили в первую очередь из данных Фритча и Гитцига, которые установили, что раздражение этой области сопровождается двигательными эффектами.

Обсуждая более подробно вопрос о локализации и о размерах проекционных областей, мы натолкнулись на довольно значительные противоречия, которые заключались в том, что одна группа авторов, как Мунк, очень точно разграничивает проекционные зоны и дает чрезвычайно точ-

ные и правильно расчерченные карты распределения проекционных зон на поверхности больших полушарий; другая группа авторов, как Лючиани и И. П. Павлов, считает, что эти проекционные зоны не так точно разграничены одна от другой, а в значительной степени переслаиваются, так что имеется лишь относительное превалирование тех или иных видов чувствительности в отдельных участках мозговой коры; наконец, третья группа авторов считает, что проекционные зоны гораздо более ограничены, чем представлял себе Мунк, что они составляют лишь небольшие островки на поверхности больших полушарий, отделенные друг от друга ассоциационными зонами. Творцом этой последней точки зрения является Флексиг.

Мы выяснили с вами, что эти противоречия в значительной мере обусловлены несоблюдением некоторых методологических правил, правила сравнения результатов и данных на однородном материале и правила употребления тех или иных выражений в точно определенном смысле слова. Мы видели с вами, что вопрос сравнительно хорошо разъясняется, если стать на эволюционную точку зрения и принять во внимание ход развертывания мозгового плаща, начиная с низших или средних представителей позвоночных животных, как например птиц. У них уже имеются довольно хорошо развитые большие полушария, но без всякой локализации функций. Вся поверхность больших полушарий представляется однородной, и корковое представительство различных рецепторных систем оказывается равномерно распределенным на всей поверхности больших полушарий. Идя от птиц к более высоко организованным существам, мы видим все большее и большее расхождение проекционных зон, все большее и большее проявление локализации. Добравшись до уровня наших лабораторных животных, собак и кошек, мы видим довольно хорошо обособленные проекционные зоны, но значительно переслаивающиеся, как это представляют себе Лючиани и И. П. Павлов. Переходя к еще более высоко организованным существам, мы видим еще большее уточнение локализации, и у человека, наконец, дело доходит до того, что проекционные зоны оказываются далеко не охватывающими всю поверхность больших полушарий мозга, а обнимают только небольшие отделы, отграниченные друг от друга промежуточными зонами, которые в равной мере могут иметь отношение к различным проекционным зонам, а может быть, представляют собою нечто своеобразное, уже обособившееся в своей функции и играющее какую-то специальную роль.

Некоторые авторы, как например бельгийский физиолог Демор (Demoor), исходя из учения Флексига, хотели найти ассоциационные зоны в мозгу собаки. Там, где даже нет обособленных друг от друга проекционных зон, где имеется переслаивание проекционных зон друг с другом, Демору хотелось найти ассоциационные зоны. Экспериментальные данные, которые он представил в подтверждение своей точки зрения, могут быть объяснены совершенно иначе, чем объяснял он, и сразу дают повод для исключения этой точки зрения. Но если бы мы вздумали, опровергнув точку зрения Демора, на основании этого опровергнуть суждения Флексига, то это было бы грубой ошибкой.

С совершенно аналогичным явлением мы имеем дело при оценке моторной и сенсорных областей коры головного мозга. В этом отношении уже давно явилась мысль уподоблять моторную область больших полушарий кинестетической зоне, т. е. той зоне, которая является проекцией всей проприоцептивной чувствительности нашего костно-мышечного прибора. Явилась тенденция рассматривать всю кору больших полушарий как проекцию различных видов чувствительности. Некоторые думали и

сейчас думают, что можно эти моторные зоны рассматривать просто как проекцию проприоцептивной чувствительности.

Пока мы работаем с такими сравнительно низко организованными животными, как собаки, действительно оказывается чрезвычайно трудным разграничить кинестетическую зону от моторной зоны. Они являются вкрапленными одна в другую, и там, где мы имеем представительство проприоцептивной и отчасти кожной чувствительности, там же мы имеем и наличие тех элементов, которые дают начало нисходящим двигательным путям и вызывают при раздражении двигательные эффекты.

Когда же мы доходим до мозга человека, то оказывается, что не только отдельные проекционные зоны раздвигаются, отходят одна от другой, но происходит раздвигание и сенсорных областей от моторных. Опыты, произведенные на людях в случаях вскрытия черепной крышки, дают нам экспериментальный материал для таких заключений. В особенности первая империалистическая война, при которой громадное число людей перенесло ранения черепа и подверглось хирургическому вмешательству, дала много подобных наблюдений. Оказалось, что при полном отсутствии наркоза можно раздражать различные участки передней центральной извилины и вызвать точно ограниченные, локализированные движения различных частей тела. Это не сопровождается никакими ощущениями у человека, ни болевыми, ни температурными, ни мышечными. Между тем раздражение задней центральной извилины сопровождается разнообразными ощущениями, в том числе в известных случаях больные дают показания, свидетельствующие о том, что у них возникают ощущения, которые мы должны трактовать как относящиеся к мышечному чувству. Это полное разграничение моторной и сенсорной областей представляет собою уже сравнительно высокую организацию нервной системы.

2. Я повторил эти данные, о которых рассказывал прошлый раз, ввиду особой важности этого момента. Дело в том, что нам постоянно приходится стоять перед вопросом о том, каковы должны быть взаимоотношения между лабораторными экспериментами, клиническими наблюдениями и нашей оценкой жизни и поведения человека, в какой мере данные лабораторные, полученные на животных, могут быть перенесены на человека. Вы знаете, что на всем протяжении развития физиологии экспериментальный метод, проводимый на наших обычных лабораторных животных, дает материал, почти полностью оправдывающийся в применении к человеку. Именно, все основные данные физиологии, касающиеся кровообращения, пищеварения и всех других сторон растительной жизни, мы можем с полным правом переносить на человека. Они полностью повторяются и полностью воспроизводятся. Когда мы добираемся до физиологии нервной системы, то и тут действительно обнаруживается много материала, вполне аналогичного у человека и у животных. Но из этого нельзя делать вывод, что все то, что мы получаем у животного, мы можем полностью и безоговорочно перенести на человека и что мы найдем у наших лабораторных животных все то, что имеется у человека. Именно область центральной нервной системы представляет собою в этом отношении наиболее сложную область в биологии, в силу того что прогрессивное развитие животного царства, в частности позвоночных, осуществляется в первую очередь и главным образом за счет прогресса в организации и функциях именно центральной нервной системы. Значит, тут должны быть какие-то очень точно опознаваемые пути, которые позволяли бы в каждом отдельном случае установить, что́ можно перенести с животного на человека и чего нельзя переносить, что́ нужно искать

непременно в человеческом мозгу, подвергнув самого человека экспериментальному или клиническому наблюдению.

3. От этого вопроса мне хотелось бы теперь перейти к вопросу о более детальном изучении и детальной оценке роли проекционных зон, так как этот вопрос опять-таки натыкается на ряд методологических трудностей, которые приводят сплошь и рядом к взаимным обвинениям и к неправильному толкованию точек зрения различных авторов.

Вам, вероятно, известно, что Мунк не только установил разделение коры больших полушарий на проекционные области, но в дальнейшем установил еще подразделение каждой проекционной зоны на две части: на более ограниченную внутреннюю — центральную и на более распространенную — периферическую. При этом он приписывал этим двум частям каждой проекционной области различное функциональное значение. Именно, он предполагал, что вся проекционная область в целом служит для восприятия тех или иных ощущений, идущих от тех или иных рецепторных органов, а особенностью центрально расположенного участка проекционной зоны является психическая переработка чувственных показаний, идущих от различных органов чувств. В результате этого, по его представлению, получается такая картина, что если вы в той или иной проекционной зоне, допустим в зрительной зоне, уничтожаете только центральную область, животное сохраняет способность воспринимать те или иные зрительные раздражения, но не способно эти зрительные ощущения психически перерабатывать; в результате этого животное оказывается зрячим, но «психически слепым». Точно так же, если вы производите разрушение центрального отдела височной доли, т. е. слуховой проекционной области, то у животного сохраняется способность слышать звук, но теряется способность осмысливать этот звук и животное является слышащим, но «психически глухим».

Такой метод обработки наблюдаемого материала, такой метод трактовки, такой метод выражения применял на всем протяжении своей работы Мунк. Дело объяснялось тем, что в оценке высшей нервной деятельности животных Мунк держался психологической точки зрения. Он все поведение животного оценивал с психологической точки зрения, пользуясь своим собственным психическим миром для того, чтобы переносить его данные на животное и трактовать поведение животного так, как если бы животное обладало таким же психическим миром, как сам наблюдатель. Именно это обстоятельство и привело к путанице понятий. Все время путаются две точки зрения — чисто физиологическая и психологическая. Ясно, что несмотря на громадное значение фактов, которые привел Мунк, и на существование несомненно очень большой истины в том, что здесь обнаружил и установил Мунк, все-таки такая трактовка является мало выгодной. Она лишает возможности прежде всего дать анализ этого явления с физиологической стороны.

4. К этому же вопросу И. П. Павлов подошел с иной точки зрения. Он подошел со строго объективным методом исследования и пришел к заключению, что вся вообще очень широкая, очень распространенная, гораздо более распространенная, чем думал Мунк, проекционная зона представляет собою действительно проекцию того или иного рецепторного периферического поля, и, для того чтобы образовывались, допустим, условные связи, условные рефлексы с данного рецептора на раздражение данного порядка, данного рода, достаточно, чтобы оставался хотя бы ничтожный участок проекционной зоны. В случае световых раздражений, для того чтобы животное могло реагировать на переход от темноты к свету или от света к темноте, достаточно, чтобы где-либо в коре мозга

уцелели одна-две-три нервные клетки, которые являются представительницами сетчатки. Этого уже достаточно для того, чтобы световое раздражение могло быть воспринято и, мало того, могло быть связано с той или иной рефлекторной деятельностью в высший, условный рефлекс.

Совершенно ясно, что за счет такой ничтожной, крайне ограниченной проекционной зоны, являющейся представительницей двух-трех периферических рецепторных элементов, животное не может анализировать различные раздражения и не может произвести дробления этих раздражителей, действующих на различные аппараты, точно оценивать и правильно дифференцировать падающие на него раздражения. Оказывается, что, по мере того как вы оставляете все бо́льшую и бо́льшую часть проекционной области у животного в его мозгу, вы получаете все нарастающую способность животного к анализу световых раздражений. Если при минимальном наличии проекционной области вы имеете только способность животного образовывать условные рефлексы на свет и тьму, на переход от темноты к освещенности или от света к темноте, то при несколько больших размерах сохраненной проекционной зоны вы уже можете наблюдать у животного не только способность дифференцировать переходы от темноты к свету и от света к темноте, но и способность оценивать перемещение предмета в поле зрения и направление движения этого предмета. Если вы пойдете дальше и сохраните у животного довольно значительную поверхность проекционной зоны, животное обнаружит способность не только дифференцировать темноту от света, оценивать силу падающего света и направление движения, но еще и способность дифференцировать контуры, дифференцировать различное распределение затемненных и освещенных участков в пространстве. Это дифференцирование все больше и больше усложняется, по мере того как вы оставляете все бо́льшую и бо́льшую долю проекционной зоны, и достигает максимального развития только в том случае, если проекционная зона сохранена и не повреждена.

Таким образом, как вы видите, тут получается опять-таки нечто в высшей степени важное. Животное может вполне правильно ориентироваться при помощи своего зрительного прибора в окружающем мире только при наличии целой, неповрежденной проекционной зоны. Только тогда она может дифференцировать раздражения по всем возможным качественным и количественным признакам и может дать на эти дифференцированные раздражения дифференцированную деятельность, может обнаруживать правильное, нормальное отношение к внешнему миру. Если вы произвели более или менее значительное разрушение проекционной зоны ,то животное будет в состоянии грубо ориентироваться на свет и темноту, но не сможет произвести правильный, полноценный анализ оптического раздражителя, оно не даст достаточной дифференцировки между двумя предметами, имеющими различное распределение света и тени, но выработка условных рефлексов будет иметь место.

Если сопоставить точку зрения И. П. Павлова и точку зрения Мунка, между ними обнаружится большая разница: Мунк представлял себе, что при наличии наружных периферических областей проекционной зоны животное воспринимает ощущения, но не может осмысливать эти раздражения, тогда как, по мнению И. П. Павлова, достаточно минимальной проекционной зоны, чтобы животное могло это использовать и выработать высшую для него форму нервной деятельности — условный рефлекс, но способность дифференцировать оказывается до известной степени ограниченной. При различных подходах мы, таким образом, наткнулись на различные выводы.

То же самое касается и слухового прибора. И тут Мунк утверждал, что при наличии большого разрушения в слуховой области, когда остаются небольшие обрывки периферической части проекционной области, животное слышит, но не понимает слышанного, оно не может реагировать на кличку, не может реагировать на определенный мотив, дифференцировать определенные звуки. По описанию Мунка, к этому дело и сводилось. Он считал, что это — потеря психической функции при сохранении элементарного восприятия.

Как оказывается, то явление, на основании которого Мунк говорил об элементарном восприятии, т. е. определенная ориентировочная реакция на звуковое раздражение, осуществляется и за счет подкорковых частей нашей нервной системы. Но при наличии определенного участка проекционной корковой области вы обнаруживаете у животного возможность образовывать условные связи. Опять-таки при большом разрушении этой слуховой области животное теряет способность дифференцировать звуковые раздражения. А ведь дифференцировать звуковые раздражения можно по целому ряду признаков. Животное дифференцирует звук по интенсивности (амплитуде колебаний), по высоте тона (частоте их) и по чистоте тона, т. е. по наличию большего или меньшего количества добавочных тонов, дифференцирует смену тонов в виде чередования восходящих или нисходящих тонов, ритмы, распределение отдельных коротких тонов во времени и т. д. Как оказывается, в этом отношении дифференцирующая способность животного, а собаки в особенности, является в высшей степени совершенной, тонкой, допускающей очень много различных комбинаций. Оказывается, чем больше разрушена проекционная зона, тем меньше остается у животного возможности дифференцировать эти звуковые явления по различным признакам. Легче всего дифференцируется сила звука. Для этого достаточно ничтожных обрывков проекционной зоны. Затем наступает дифференцирование по высоте тона, еще дальше — по ритму, затем уже наступает дифференцирование аккордов, дифференцирование цепей тонов, расположенных в восходящем и нисходящем порядке, и наиболее сложным и трудным оказывается дифференцирование ряда тонов, расположенных в альтернирующем, восходящем и нисходящем порядке.

Таким образом, мы видим, что благодаря объективному подходу к делу и благодаря попытке анализировать явления в высшей степени точным приемом И. П. Павлов получил возможность разобраться в явлениях «психической глухоты», о которой говорил Мунк. Тут дело сводится не к тому, что животное потеряло психическую способность, потеряло психику, а к тому, что анализаторный аппарат у животного оказывается ограниченным в своих средствах использовать показания внешнего мира. Несколько ниже я постараюсь остановиться на вопросе о субъективном и объективном методах вообще.

5. При переносе данных, полученных в опытах с собаками, на человека в вопросе о конструкции анализаторов тоже придется помнить тот основной принцип, о котором я говорил в отношении ассоциационных и проекционных, в отношении сенсорных и моторных зон. У человека дело обстоит иначе, чем у собаки, и вот по какой причине. Для примера возьмите зрительный аппарат: у собаки вы имеете дело с рудиментарной fovea centralis, областью ясного видения. Мы радуемся, если собака может отличить большой квадрат от квадрата меньшей величины или если собака отличила овал от круга. У человека мы имеем дело не с этим. Возьмите нашу способность разбирать мелкие шрифты. Возьмите какого-нибудь ремесленника по серебряному делу на Кавказе или в Америке.

Они делают филигранные работы по серебру и золоту. Человек выпиливает тончайшие узоры на серебряной пластинке, и получаются такие картины, что мы в изумлении их разглядываем. Это возможно только при наличии чрезвычайно утонченного зрительного аппарата с очень высокой остротой зрения. Это объясняется тем, что у нас fovea centralis сильно развита. А у собаки она является рудиментарной, и ее зрительная способность соответствует нашему периферическому зрению, обеспечивающему нам возможность учитывать сравнительно грубые явления: общие очертания предметов, приближение предмета слева или справа, сверху или снизу. Наше периферическое зрение рассчитано на восприятие явлений, не требующих точной, тонкой дифференцировки. Если мы будем исключительно на основании изучения мозга собаки говорить об особенностях проекционных зон в нашем мозгу, мы можем впасть в ошибку.

У человека дело обстоит так, что в проекционной зоне коры головного мозга нам приходится признавать отдельные области: из них одна охватывает все периферическое и центральное зрение, а наряду с ней в определенной части коры имеется участок, представляющий fovea centralis и обеспечивающий центральное зрение. В этом и подобных вопросах нужно очень строго относиться к возможности переноса данных эксперимента с животными на человеческий материал. Если клиника нам показывает, что какое-нибудь точечное поражение головного мозга (например, от укола шляпной булавки в мозг) дает в результате выпадение центрального зрения на один глаз, то вы имеете основание утверждать, что для выполнения центрального зрения или анализа показаний fovea centralis у нас имеется специальный ограниченный участок в коре мозга, что волокна, идущие от fovea centralis, имеют сравнительно небольшую область проекции в коре или во всяком случае подходят к коре очень компактным пучком.

На наших экспериментальных животных мы многого уловить не можем. У них мы не можем уловить тех деталей, которые улавливаем у человека. В отношении органов чувств это особенно резко бросается в глаза. Например, такое явление, как потеря определенного участка зрительного поля, явление скотомы. У животного вы можете обнаружить скотому, но вы не имеете возможности оценить явления достаточно хорошо: вы не можете заставить животное фиксировать глаза, держать глаза неподвижными и т. д. Поэтому все вопросы, связанные с анализом проекционной области, в смысле распределения отдельных участков сетчатки решаются лучше, полнее и точнее путем наблюдений над людьми, чем в эксперименте с животными.

6. В связи с тем что было выше сказано о преимуществах объективного метода, я хотел бы остановиться на вопросе о том, как следует понимать слова «объективный» и «субъективный» методы исследования в физиологии и в каких случаях, в каком понимании субъективный метод может и должен быть использован для развития знания. В этом отношении, как вы знаете, идут большие споры, и целый ряд обвинений сыплется на головы отдельных исследователей с самых различных точек зрения. Обычно обвинения сыплются взаимно: одни обвиняют других в том, что они субъективно, психологически подходят к делу, другие обвиняют первых в том, что они подходят к делу объективно. Нередко путаются самые понятия субъективного и объективного методов, и в результате этого трудно разобраться в споре. Я и хочу в последней части сегодняшней лекции попытаться развить мою точку зрения на этот предмет, точку зрения, которая сложилась на основании довольно длительного пребы-

вания в самом жерле этих споров и в значительной степени основана на фактических данных, которые у меня на глазах накапливались при наблюдении самого процесса научного творчества в этом направлении.

Я лично считаю, что очень часто затруднения здесь возникают не потому, что между отдельными авторами существуют значительные противоречия, а несчастье заключается в том, что люди не уговариваются пользоваться терминологией в каком-нибудь определенном смысле, в результате чего во многих случаях люди спорят, все время понимая под определенными словами различные вещи. Постараемся разобраться в вопросе о том, что такое субъективный метод, как можно понимать субъективный метод при изучении центральной нервной системы и как можно этим субъективным методом пользоваться, какие могут быть различные формы субъективного метода, какие из них являются законными и плодотворными и какие нет.

7. Всем известно, что каждый из нас испытывает определенные субъективные переживания, что вся наша жизнь наполнена непрерывным переживанием определенных субъективных состояний, ощущений, восприятий, мыслей, настроений и т. д. Отделаться от своего субъективного мира никто не может. Весь этот субъективный мир есть несомненная реальность, с которой каждый из нас должен считаться и которая в значительной мере определяет наш интерес к жизни. Вместе с тем вы знаете, что современное естествознание и современная медицина связывают весь наш субъективный мир с деятельностью центральной нервной системы, что мы считаем все наши субъективные переживания, весь субъективный мир проявлением деятельности высшего органа центральной нервной системы — коры головного мозга (может быть, в известной мере подкорковых узлов). Для этого утверждения у нас имеется теперь большой, ценный, строго проверенный материал.

Но когда мы переходим к некоторым подробностям, к некоторым деталям, мы наталкиваемся на ряд очень существенных затруднений. Существенные затруднения возникают в вопросе о том, с деятельностью каких именно отделов центральной нервной системы связано возникновение тех или иных субъективных состояний. Мы говорили с вами, что в подавляющем большинстве случаев возникновение субъективных ощущений у нас связано с возбужденным состоянием коры головного мозга и большинство наших рецепторных систем имеет конечное представительство в коре головного мозга. Только когда возбуждение от периферических органов докатывается до коры головного мозга и приводит в деятельное состояние определенные элементы коры, у нас возникают те или иные субъективные ощущения. Но для некоторых видов чувствительности, как вы знаете, некоторые авторы допускают подкорковое конечное представительство. Для болевой чувствительности, для одного из важнейших и древнейших видов чувствительности, с которыми приходится иметь дело, как будто конечным представителем является таламическая область. Есть невропатологи, которые категорически утверждают, что кора головного мозга к болевой чувствительности непосредственного отношения не имеет, что болевая чувствительность есть функция таламической области. Как мы видели, этот вопрос остается открытым и окончательно еще не разрешенным. Несомненно, что именно поражения таламической области всегда сопровождаются исключительно сильными, исключительно тягостными, мучительными болями, которых при других условиях почти никогда не приходится наблюдать. С другой стороны, самые операции над корой головного мозга в большинстве случаев оказываются совершенно безболезненными. Но есть, однако, указания неко-

торых исследователей, которым удалось производить раздражение электрическим током задней центральной извилины, что пациенты, подвергшиеся такому раздражению, обычно указывают на возникновение тактильных, температурных и других ощущений, но в некоторых случаях и на возникновение ощущений болевых. Таким образом, как будто бы в задней центральной извилине мы наряду со всеми другими видами чувствительности имеем и представительство болевой чувствительности. Однако те авторы, которые не хотят допустить коркового представительства болевой чувствительности, объясняют это тем, что здесь речь идет о рассеивании возбуждения или даже просто петель тока с коры на таламическую область. Тут мы наталкиваемся на вопрос, который довольно трудно поддается проверке.

Сюда же относится группа данных, получаемых при наблюдении детей с сильными дефектами развития больших полушарий мозга. Например, попадаются уроды, у которых большие полушария практически отсутствуют, и вы имеете дело с подкорковым мозгом. Такие дети могут жить некоторое время, и наблюдения, произведенные над ними, свидетельствуют о том, что они при нанесении раздражителя той интенсивности и того характера, который у нас вызывает более или менее отчетливые болевые ощущения, очень энергично и резко реагируют на это раздражение и реагируют тем же криком, тем же плачем, теми же оборонительными движениями, какими реагирует нормальный ребенок, но в еще более резкой степени. Таким образом, несмотря на полное отсутствие коры мозга, они реагируют на эти разрушительные раздражения целым рядом реакций, которые мы истолковываем обычно как объективные проявления ощущения боли. По этому поводу совершенно справедливо делает заключение Ферстер, что несомненно эта реакция есть, но испытывает ли ребенок субъективно боль или нет, мы узнать не можем, потому что проникнуть в субъективный мир этого ребенка никому не дано, для этого нет никаких способов, а у него нет тех приемов общения с другими людьми (речи), при помощи которых нормальное существо сообщает о своих субъективных состояниях.

8. Тут мы наталкиваемся на чрезвычайно важный и чрезвычайно сложный вопрос: как проникнуть в чужой субъективный мир? У нас установился определенный, и я бы сказал, практически, а может быть, и методологически правильный путь. Когда речь идет о существах, совершенно аналогично с нами развитых, имеющих возможность отдавать себе определенный отчет в своем субъективном состоянии и определенным образом обмениваться указаниями, то мы условно уже остановились на том, что этим субъективным указаниям или, вернее, показаниям человека, основанным на оценке его собственного субъективного мира, мы придаем цену, мы принимаем их за действительные показания. Путем перекрестного опроса и более или менее правильной и систематической проверки показаний при сходных и отличных условиях мы хорошо и точно составляем суждение о том, как протекает, как развивается ряд субъективных процессов у данного человека, в особенности если сопоставляем его показания с объективной картиной. Но как только мы наталкиваемся на человека с дефектом мозга, мы уже выпутаться не можем. Ребенок без больших полушарий дает определенные объективные явления, но решить кардинальный вопрос, есть ли там субъективное ощущение боли, мы не можем.

Тем более трудно решить этот вопрос относительно животных, относительно собаки, каракатицы, улитки, лягушки и т. д. Как узнать, с какого момента у них появляется субъективный мир, каков этот субъективный

мир, какие субъективные переживания у них есть и каких нет — этот вопрос не поддается, по крайней мере в настоящее время, при современном уровне наших познавательных способностей, никакой оценке, никакому анализу. Еще труднее разрешение вопроса, сопровождается ли субъективными состояниями, и какими именно, возбуждение тех рецепторов, которые у некоторых животных имеются налицо, раздражаются определенными адекватными раздражителями, дают определенные рефлекторные реакции, а у нас совершенно отсутствуют.

Между тем до недавнего времени большинство авторов, оценивая те явления, которые наблюдаются в физиологическом эксперименте, считали возможным все время пользоваться субъективной терминологией и субъективной трактовкой материала так, как мы это делаем в отношении себя самих и в отношении совершенно аналогичных нам нормальных людских особей. Эти-то попытки истолковывать поведение животных с точки зрения нашей психологии, естественно, должны были встретить и встретили жестокий отпор со стороны части натуралистов, которые видели, что идет праздный разговор по поводу явлений, стоящих совершенно вне нашего контроля и вне возможности непосредственного для нас наблюдения.

Действительно, некоторые авторы уже в конце прошлого столетия предложили перейти на объективный метод работы, т. е. ограничиться объективной оценкой и объективной трактовкой тех объективных явлений, которые мы в эксперименте наблюдаем. Следовательно, если мы наблюдаем, что животное — муравей, собака, лягушка — проделывает определенную деятельность под влиянием тех или иных воздействий, то нужно говорить о реакции животного на данный раздражитель, о реакции сложной или простой, о реакции, протекающей по типу рефлекса, об автоматической деятельности, о реакции на периферическое раздражение, о реакции на химическое раздражение, на состав внутренней среды и т. д. Мы можем эту объективную картину тщательно наблюдать, сопоставлять факты друг с другом, вносить те или иные изменения в наличные условия, оценивать возникшие в связи с этим изменения реакций и отклонения в поведении, устанавливать причинную зависимость явлений и описывать все эти явления, как это делается при изучении всей остальной природы. Это и получило название объективного метода в изучении поведения и деятельности животных. Конечно, против этого приема ничего возразить нельзя. Это есть правильный, законный, необходимый прием.

В отношении человека, так как человек является одним из представителей животного царства, достигшим высшей для настоящего времени ступени развития, мы не можем понять его деятельности и правильно оценить ее, если не будут прослежены все эволюционные корни, если не будет изучено путем проведения одного и того же приема исследования поведение животных, более высоко организованных, и в конце концов человека.

9. Дальше, возникает вопрос: что же эти сторонники объективного метода, те, которые объективно изучают поведение животных и объективно изучают поведение человека, должны ли они отрицать существование субъективного мира у человека или у животных? Связано ли одно с другим? Конечно, для всякого серьезно думающего человека ясно, что ничего общего между этими двумя утверждениями нет. Громадная разница, говорю ли я, что описываю только то, что я могу объективно наблюдать и что могу ставить в связь с явлениями остального объективного мира, или я говорю, что, поскольку я наблюдаю только объективные явления, я вправе отрицать существование за этим еще и субъективного мира.

Когда же мы имеем дело с человеком, то на себе самих мы убеждаемся с первого же момента, что у нас существует определенный субъективный мир. Какое же есть основание отрицать существование этого субъективного мира у других? Никакого основания нет. Поэтому и было бы жестокой, глубочайшей методологической ошибкой становиться на точку зрения отрицания субъективного мира где-либо, кроме себя самого, и не только в отношении человека, но и в отношении других представителей животного мира. Но весь вопрос в том, стоит ли заниматься попытками субъективной трактовки, которая применялась до недавнего времени некоторыми авторами. Как вы видите, проникнуть в субъективный мир животных в высшей степени трудно. Воспринимать его непосредственно невозможно. Переносить субъективные данные с человека на животных для оценки их поведения является грубой ошибкой, так как животные значительно проще, чем человек, организованы в своей нервной, а следовательно, и в психической деятельности. Мы впадаем сплошь и рядом в серьезные ошибки, даже подходя к субъективному изучению поведения человека, хотя тут мы имеем бо́льшую возможность судить о субъективных его переживаниях.

Есть группа авторов, которая подходит к делу следующим образом. Они говорят: мы будем сначала объективно изучать явления физиологическим методом, анализировать их, а затем попытаемся сделать вывод, что́ этому соответствует в субъективном мире. Опять-таки получается процесс, который не имеет никаких серьезных основ, потому что нет никаких критериев, по которым можно было бы судить, что эта форма поведения животного есть выражение таких-то субъективных состояний. Для этого нет никаких оснований. Мы просто занимались бы совершенно праздными сочинениями о психической деятельности животных или суждениями, для которых нет достаточных данных.

10. Наряду с этим есть другая группа авторов, которая, став на точку зрения исключительно объективного изучения, говорит, что ее надо перенести и на человека. Раз мы изучаем поведение животных строго объективно и этим ограничиваемся, значит в отношении человека мы можем поступать таким же образом, а до остального нам дела нет.

Этот вопрос является важным для врача, одной из задач которого является облегчение существования человека, помощь больному человеку, устранение его страданий и т. д. Представьте себе, что врач станет на исключительно объективную точку зрения. Конечно, он должен становиться на объективную точку зрения и должен в известных случаях рассматривать человеческий организм как машину. Здесь он встречается с определенными законами работы и может этими законами управлять, вырезать некоторые части, другие вылечивать, иногда заменять одни части другими, но наряду с этим он должен помнить, что человек есть существо, обладающее определенным субъективным миром. Всякий подход врача начинается с осведомления о субъективном состоянии. Спрашивают человека, на что он жалуется, что он испытывает, что его беспокоит, и возникает вопрос о том, какова зависимость между явлениями субъективными и объективными, что чему соответствует, что является связанным с чем, что без чего не может проявляться, что обязательно должно протекать вместе. Для того чтобы на эти вопросы получить ответ, безусловно необходимо наряду с объективным изучением физиологических функций вести изучение субъективного мира, сопоставлять данные субъективного и объективного изучения.

Этого мало. Я должен пойти дальше и сказать, что эта возможность субъективно наблюдать за собственным своим внутренним миром дает

нам богатейший материал для расширения наших знаний о функциях мозга. Действительно, когда мы ограничиваемся одним внешним объективным наблюдением поведения животного, и в особенности человека, то мы, в сущности, наталкиваемся на такую картину. Представьте себе, что вы находитесь против какого-нибудь здания. Вы видите, что в это здание входят десятки и сотни людей, которые, побыв внутри него, через некоторое время выходят обратно и идут куда-нибудь. Вы производите это наблюдение извне, наблюдаете, сколько человек вышло, как эти люди были одеты, через сколько времени каждый из них вышел, в каком состоянии — бодрый или подавленный, какой походкой и т. д. Все это вы можете увидеть, стоя против здания и наблюдая извне за входящими и выходящими людьми. Но вы не составите себе представления, что́ они проделывали внутри этого здания, кто из них сидел на председательском месте в какой-нибудь комиссии, кто являлся докладчиком, кто заинтересованным лицом и т. д. Вся эта внутренняя механика остается для вас малодоступной. Конечно, путем упорных, очень систематических наблюдений вы в некоторых случаях в конце концов найдете себе объяснение. Вы уловите, что одни люди позднее уходят, другие раньше, одни приходят ежедневно, другие только иногда, одни приезжают, другие приходят пешком, одних провожают, других выталкивают и т. д. Можно, стало быть, путем систематических, повторных наблюдений сделать кое-какие выводы. Но многое останется все же совершенно неясным. Наряду с этим представьте себе человека, который имеет доступ в самое нутро здания, во все комнаты и, находясь внутри, имеет сведения о том, кто для чего вошел, что делает, о чем говорит и т. д. Ведь это большая разница. Субъективное наблюдение дает нам в некоторых случаях возможность проникнуть непосредственно внутрь ряда явлений. Ведь субъективные состояния являются одним из проявлений деятельности коры головного мозга, высшего отдела центральной нервной системы и именно таким проявлением, которое мы непосредственно наблюдаем, которое мы можем проследить в тончайших подробностях, со всеми деталями, и определенным образом сопоставлять как с вызвавшими их явлениями объективного внешнего мира, так и с результирующими объективными физиологическими деятельностями.

Только путем этих наблюдений мы имеем возможность установить в известных случаях самые субъективные явления и связать их с лежащими в их основе объективными проявлениями нервной деятельности. Если бы этого не было, мы не могли бы произвести это сопоставление психических явлений с физиологическими и получить правильное физиологическое объяснение явлений психологических. Мы лишили бы себя возможности применять самое точное орудие, которое имеется в наших руках. Кроме того, тут является возможность проследить некоторые детали, которые в отношении другого существа, другого животного почти нет возможности проанализировать. В этом отношении физиология органов чувств дает особенно ценный материал. Вы путем наблюдения над тем, каким объективным изменениям в окружающем мире соответствуют те или иные субъективные восприятия или те или иные изменения в субъективном восприятии, приходите в конце концов к очень точному и правильному пониманию деятельности наших органов чувств. В этом отношении в высшей степени важно, что при правильной оценке данных физиологии органов чувств мы получаем совершенно правильные выводы, которые точно совпадают с данными объективной физиологии.

11. Тут приходится прежде всего напомнить, что при изучении физиологии органов чувств мы должны учитывать троякого, а не двоякого рода

явления. Частая методологическая ошибка заключается в том, что хотят видеть только два ряда явлений — физический мир, существующий вне нашего организма, мир, внутри которого наш организм составляет только небольшую частицу, и затем субъективный мир человека. Между тем нужно обязательно считаться с тем, что деятельность человеческого организма проявляется и в форме определенного объективного процесса, разыгрывающегося в нем как в физическом теле, и в форме определенных субъективных явлений. Понять дело можно только при условии, если мы будем помнить, что физические явления внешнего мира действуют на физический организм человека и вызывают в нем определенное состояние деятельности, имеющее двоякого рода проявления: объективные, извне наблюдаемые, и субъективные, которые человек переживает только сам. Субъективные явления, которые мы переживем в тех или иных случаях, являются проявлениями физиологических функций нервной системы, а не непосредственным проявлением окружающего нас физического мира.

Когда мы станем правильно на эту точку зрения и те субъективные проявления, которые нами воспринимаются, улавливаются и оцениваются, будем рассматривать как субъективные проявления определенного физиологического процесса, мы сможем путем правильного наблюдения и правильной оценки субъективных явлений сделать вывод относительно того, как должен протекать и как протекает физиологический процесс, ибо если субъективное явление есть проявление определенного физиологического процесса, подчиняющегося определенным закономерностям, то эти закономерности должны наблюдаться как в ряде объективно наблюдаемых явлений, так и в ряде соответствующих им субъективных проявлений. Мы не можем себе представить, чтобы человек, п р а в и л ь н о наблюдавший ряд субъективных явлений, разошелся с человеком, п р а в и л ь н о наблюдавшим ряд явлений объективных.

12. Действительность показывает, что на основании такого анализа деятельности наших органов чувств такие крупные физиологи, как, например, Геринг, много работавший в этой области, пришли к правильным выводам относительно некоторых общих законов нервной деятельности, тех законов нервной деятельности, которые теперь объективно констатированы И. П. Павловым в учении об условных рефлексах. Даже те факты, которые устанавливаются на простом рефлекторном приборе или нервном волокне, были уже установлены на основании субъективного изучения органов чувств.

Для доказательства я приведу одно явление, которое уже в физиологии органов чувств было ясно обнаружено, четко и правильно сформулировано и которое подтвердилось и объективным наблюдением. Я имею в виду явления индукции в центральной нервной системе, которые выявляются при оценке физиологии безусловных рефлекторных процессов и условнорефлекторной деятельности.

Понятие об индукции в нервной системе впервые было дано Герингом, который обнаружил, что при раздражении определенного участка сетчатки обнаруживаются явления или охвата возбуждением других частей сетчатки или изменения чувствительности других частей сетчатки, которые непосредственному воздействию физических агентов не подвергались. Геринг показал, что определенные физиологические процессы в сетчатке и соответствующей им проекционной области мозга могут возникать не только в тот момент, когда данная область сетчатки подверглась объективному раздражению, а что отдельные части сетчатки находятся в определенном взаимодействии, определенным образом друг на

друга влияют, индуцируют процесс торможения или процесс возбуждения. Это понятие об индукции было сформулировано Герингом и позже оказалось перенесенным на спинальные рефлексы Шеррингтоном, на корковые рефлексы И. П. Павловым и на нервное волокно Введенским. Конечно, можно использовать этот метод только при том условии, что самонаблюдение проводится в очень точных формах, при соблюдении всех необходимых условий правильного эксперимента, проводится людьми, которые владеют методологией эксперимента. Отсюда и вытекает то, что, несмотря на наличие большого числа работ по физиологии органов чувств, далеко не все они могут быть использованы для физиологических выводов.

Во многих случаях люди не умели правильно экспериментировать, накапливали известный материал, но не могли сделать правильных выводов и поставить эксперимент так, чтобы он мог лечь в основу физиологической трактовки физиологических явлений. Многие сбивались либо в чрезмерный «физикализм», либо в «психологизм».

Может показаться странным, что выше я как будто был против применения субъективного метода, а теперь отстаиваю субъективный метод. Но это два различных субъективных метода. Одно дело наблюдать объективные явления у собаки, а затем их субъективно истолковывать, перенося свой субъективный мир, пытаться строить какое-то знание субъективного мира собаки, который совершенно недоступен нашему наблюдению, и другое дело взять свой заведомо существующий и заведомо наблюдаемый субъективный мир, его наблюдать и на основании этих показаний строить знания об объективных явлениях, которые лежат в основе его. Эти оба приема называют субъективным методом, но они по существу различны.

13. На этом я должен был кончить, но по просьбе некоторых слушателей скажу несколько слов о сне, хотя это не входило в мой первоначальный план.

Вопрос о сне представляет сложную, грандиозную проблему, одну из самых больших проблем нервной физиологии. Сон представляет собою состояние, в котором пребывает весь животный мир примерно одну треть времени своего существования. Две трети жизни мы находимся в том состоянии, которое мы называем бодрствованием. Сон — это явление, которое наблюдается во всем животном мире, с очень разнообразными и вместе с тем с очень однообразными проявлениями. Несмотря на колоссальные различия в организации животных, все-таки мы наблюдаем как правильное закономерное явление смену сна и бодрствования. Мы эту закономерность обнаруживаем всюду, обнаруживаем и целый ряд признаков сходства в течении сна между различными организмами.

Вместе с тем, интересуясь условиями возникновения состояния сна, мы наталкиваемся на очень различные способы его возникновения. Возьмите естественный сон, который наступает периодически в виде правильной смены бодрствования и сонного состояния; возьмите гипнотический сон, который навязывается человеку или животному извне в любой момент; возьмите сон от снотворных фармакологических веществ; возьмите наркоз, который до известной степени похож на сон, но все-таки мы различаем наркоз от действия снотворных; затем возьмите патологический сон, с которым нам часто приходится иметь дело при летаргическом энцефалите, кататонии, нарколепсии и других болезненных состояниях и который может длиться месяцами; обычные случаи летаргии, которые могут годами продержать человека в состоянии сна, и, наконец, явление сна, которое обнаруживается теперь в условиях физио-

логического эксперимента при изучении условных рефлексов, когда животное в определенных условиях опыта засыпает. Когда вы вспомните все это разнообразие форм и случаев возникновения сна, то встает вопрос, как подойти к изучению этого явления.

Конечно, подход к оценке явлений сна будет различный в зависимости от того, с каким из этих случаев приходится иметь дело экспериментатору или наблюдателю. Гесс, раздражая определенные участки серого вещества подкорковых узлов, получает явления сна. Сотрудники И. П. Павлова работают с обыкновенными адекватными раздражителями, действуют то лампочкой на глаз, то тепловым раздражителем на кожу, и при известных условиях собака засыпает. С другой точки зрения к этому состоянию подходят фармакологи, которые изучают снотворные вещества. Важно то, что каждый из наблюдателей, идущий своим путем и натыкающийся на одно и то же внешнее проявление сна, возникающее по различным поводам и при различных условиях, строит свою теорию сна. Нужно из этих теорий сделать какое-то обобщение, какой-то синтез и вывести какую-то общую теорию или, может быть, стать на точку зрения, что существуют различные формы сна.

Я не буду напоминать историю учения о сне, а изложу только более поздние теории. Когда физиология стала прочно на путь эксперимента, когда Клодом Бернаром были обнаружены сосудодвигательные нервы, были обнаружены всякие другие нервы, кроме чувствительных и двигательных, установилось мнение, что можно явления сна толковать с точки зрения определенного нервного воздействия на сосудистую систему и результирующего нарушения или прекращения кровообращения в мозгу. И так как вазомоторные нервы в первую очередь были обнаружены в симпатической системе, то были попытки приписать сон симпатической системе. Тархановым и была построена теория симпатического происхождения сна. Затем была построена токсическая теория Лежандра и Пиерона. Она исходила из того факта, что утомленное животное обнаруживает большую сонливость, легко впадает в сон. Авторы стали брать кровь или экстракт из мозгового вещества от сонных животных и переливать другим животным и получили картину сна. Поэтому они стали на токсическую точку зрения, считали, что сон есть интоксикация мозга продуктами его утомления, которые могут быть перенесены от одного животного к другому. Очевидно, какой-то элемент истины был и здесь. Но все же это не разрешает проблемы целиком, потому что и неутомленное животное тоже вдруг может заснуть, мы можем его загипнотизировать. Была гистологическая теория, которая говорила о размыкании связи между отростками нервных клеток. Для теории сна важно то, что собаки и кошки без больших полушарий (причем анатомическая проверка показала, что коры мозга нет, остался мозговой ствол и подкорковые узлы) обнаруживают правильное чередование сна и бодрствования. Животное с неповрежденной корой не обнаруживает такой правильной смены сна и бодрствования, как животное без полушарий. Мало того что наблюдается правильная смена, наблюдается еще преобладание периода сна над периодом бодрствования.

С этой точки зрения мы как будто расходимся с И. П. Павловым, потому что он считал, что сон есть торможение, разлившееся по коре, а оказывается, что коры нет, а подкорковые центры поддерживают смену сна и бодрствования. Очевидно, мы наблюдаем какие-то изменения в подкорковых областях. Именно, должно быть налицо выключение этих подкорковых областей, для того чтобы получилась внешняя картина сна. Но это кажущееся противоречие.

Мы точку зрения И. П. Павлова должны понимать так, что определенные корковые процессы, связанные с возникновением в коре тормозного состояния, разлившегося по центральной нервной системе, в известных случаях ведут к охвату торможением не только коры, но и подкорковых центров. Если мы наблюдаем рассеивание торможения по коре, то мы можем допустить и рассеивание его вглубь, в подкорковую область. Очевидно, здесь имеет место возникновение именно определенного процесса в подкорковых областях.

Мало того, вам известно, что нормальный физиологический сон, так же как сон гипнотический, представляет собою неполное торможение коры. Человек или животное спит по всем признакам совершенно глубоко, хорошо, а вместе с тем корковая деятельность не вполне исключена. Возьмите наши сновидения. Ведь мы видим отчетливые и ясные картины, переживаем целый ряд субъективных ощущений, очень сложных, но странным образом расположенных, мы переживаем их совершенно отчетливо, почти с такой же ясностью, как нормальные впечатления внешнего мира, несмотря на то что никаких соответствующих раздражений извне не поступает. Это надо понять так, что во время сна у нас с одной стороны прекратился доступ к коре для внешних воздействий и реальных раздражений, которые в этот момент имеют место. Они коры мозга не достигают, они ею не воспринимаются. Вы иногда должны человека, переживающего сновидение, трясти, чтобы разбудить.

Тут речь идет о том, что тормозным процессом произведено отслоение определенных отделов, а другие отделы остаются свободными от торможения и функционируют. Тут наступает возможность для коры, освободившейся от периферических импульсов, подпасть под влияние тех внутренних раздражений, которые возникают от температуры крови, от необычного состава крови, избыточного притока крови, застоя крови и т. д. Известно, что мы видим сны в тех случаях, когда получается венозная гиперемия мозга или создаются условия для перегревания мозга.

Далее, если вы наблюдаете нормальный физиологический сон объективно, вы можете обнаружить очень важные данные. С этой точки зрения представляет интерес то явление, которое мне приходилось наблюдать на головоногих моллюсках в Неаполе. Головоногий моллюск-осьминог обладает правильной сменой сна и бодрствования. Он укладывается на дне аквариума, подбирает ноги, закрывает глаза и спит. Но из восьми ног одну он оставляет дежурной. Семь ног опутывают туловище, а восьмая торчит кверху и проделывает все время вращательные движения. Интересно, что если во время этого сна какой-нибудь палочкой тронуть его туловище или конечность, он не проснется, но если вы прикоснетесь к дежурной лапе, то он просыпается, выпускает черную краску и вообще проявляет соответствующую активную реакцию. То же самое имеется и у нас. Мы не слышим, как громыхает трамвай, не реагируем на расталкивание, а от будильника сразу просыпаемся. Тут противоречия большого нет. Раз торможение из одного какого-нибудь очага может разлиться, это становится понятным.

Теперь относительно опытов Гесса. Я считаю, что они в высокой степени убедительны и интересны. Фактическую сторону в последнее время подтвердила у нас Тонких. Мне кажется, что они данным И. П. Павлова не мешают и не противоречат. Тут речь идет о том, что вы с определенного участка нервной системы, с одного из высших очагов вегетативной нервной системы (речь идет о таламической области) можете при раздражении вызвать проявления общего сна. Одно не должно противоречить другому. Мы знаем в настоящее время, что вегетативная нервная система

воздействует на всю центральную нервную систему, создает в ней определенную переустановку, изменение возбудимости и других функциональных свойств и может вызвать явления, которые внешне напоминают торможение. Следовательно, вполне мыслимо, что при раздражении определенного отдела центральной нервной системы может наступить отграничение коры от подкорковых центров и картина сна. То, что в опытах Ивана Петровича наступает как результат иррадиации процесса торможения, может получиться и при воздействии адаптационно-трофических аппаратов. Кроме того, не исключена возможность возникновения при раздражении таламических центров какого-либо внутрисекреторного процесса с наводнением организма и специально жидких сред мозга гормоном, тормозящим или снижающим функциональную способность мозга.

Нельзя не указать на следующее важное явление, обнаруженное сначала Айрила на нормальных, а позже Морита на таламических кроликах в лаборатории Мейера: если вызвать сон снотворными средствами (хлоралом, уретаном или аналогичными веществами) и спящему животному ввести адреналин или другие симпатомиметические вещества, то животное просыпается и встает.

В последнее время Тонких, изучая так называемый «гипноз» лягушек (каталептоидное состояние при укладывании лягушек на спину), обнаружила, что длительность этого состояния во много раз увеличивалась под влиянием парасимпатических веществ (ацетилхолина и пилокарпина), тогда как введение адреналина резко его обрывало.

Сам И. П. Павлов различал в последнее время две формы сна, различные по механизму возникновения: одна наступала в его опытах при определенных условиях следования и длительности раздражителей, ведущих к накапливанию и рассеиванию торможения, другая являлась результатом выпадения большей части афферентных импульсов, обычно поступающих в центральную нервную систему. Такие факты наблюдались клинически Штрюмпелем, а в последнее время экспериментально воспроизведены Сперанским и его сотрудником Галкиным: после одновременной перерезки зрительных и обонятельных нервов и разрушения слуховой части лабиринтов собаки пребывают в почти непрерывном сне, и разбудить их удается только путем нанесения сильных раздражений на кожу.

ЛЕКЦИЯ ДЕВЯТАЯ

ОБЩАЯ КОНСТРУКЦИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ СИСТЕМЫ

1. Классификация центробежных волокон. Волокна соматические и автономные (вегетативные). — *2.* Вопрос о самостоятельных афферентных волокнах автономной системы. — *3.* Места выхода автономных волокон. Краниальный, торако-люмбальный и сакральный отделы. — *4.* Области распределения автономных волокон на периферии. Симпатическая и парасимпатическая системы. — *5.* Калибр соматических и автономных волокон. — *6.* Периферические ганглии. Перерыв автономных путей. Преганглионарные и постганглионарные волокна. — *7.* Никотинный метод. — *8.* Скорость проведения потенциалов действия. — *9.* Гуморальный механизм влияния на рабочие органы. — *10.* Симпатомиметические и парасимпатомиметические гормоны. Адреналинотропная и холинотропная рецептивные субстанции. Симпатический и парасимпатический медиаторы. — *11.* Связь симпатической системы и надпочечных желез. Хромофильное вещество у низших червей. — *12.* Общность конструкции автономной системы для всех позвоночных. Аналоги ее у беспозвоночных. — *13.* Эволюция скелетной мускулатуры и ее иннервационного прибора.

1. Большинству из вас известно, что мы в настоящее время придерживаемся определенной классификации центробежных волокон, а именно мы подразделяем все центробежные волокна на две большие группы. К первой группе мы относим только двигательные волокна поперечнопо-

лосатой скелетной мускулатуры; во вторую группу мы относим все остальные центробежные волокна. Для двигательных волокон скелетной мускулатуры в настоящее время мы имеем термин «соматические волокна» и всю совокупность их обозначаем термином «соматическая иннервация». Для всех центробежных волокон, за исключением двигательных нервов скелетной мускулатуры, употребляют два термина — «автономные нервные волокна» или «вегетативные нервные волокна». Эти два термина в настоящее время рассматриваются как синонимы, охватывают тот же материал и могут быть использованы с одинаковым правом. Эта терминология в настоящее время является общепринятой. Ленгли предложил говорить о соматической и автономной нервных системах. Термин «вегетативная нервная система» предложил еще раньше французский анатом Биша для обозначения тех волокон, которые управляют растительной жизнью организма; «анимальными нервными волокнами» он называл такие, которые управляют взаимоотношениями с внешним миром. В настоящее время термин «анимальная нервная система» почти заброшен, а термины «вегетативные волокна», «вегетативная нервная система» приобрели право гражданства и конкурируют с понятием «автономная нервная система». В Германии почти исключительно пользуются термином «вегетативная нервная система»; в Англии — почти исключительно говорят об «автономной нервной системе». У нас в Союзе оба термина применяются с одинаковым правом и успехом.

2. Я говорю это относительно центробежных нервных волокон. Есть попытка ту же классификацию применить и в отношении волокон центростремительных, но тут дело усложняется тем, что мы в настоящее время не имеем никаких оснований строго разграничивать центростремительные волокна по тем признакам, по которым мы различаем центробежные волокна, потому что у нас нет достаточных оснований утверждать, что соматические и автономные нервы управляются в рефлекторной деятельности специальными центростремительными нервами. Вся масса центростремительных волокон, с которыми мы встречаемся, практически управляет и соматическими и вегетативными центробежными нервами. По крайней мере в настоящее время нет оснований для того, чтобы проводить такое разграничение. Правда, есть авторы, которые утверждают, что существуют две самостоятельные системы рефлекторных дуг, от начала до конца раздельные: специальные центростремительные провода, управляющие сокращением мускулатуры через посредство соматических двигательных нервов, и специальные центростремительные проводящие пути, идущие от других рецепторных аппаратов и управляющие различными органами через посредство вегетативной центробежной иннервации. Достаточных оснований для такого разделения нет, и мы на протяжении наших ближайших бесед оставим в стороне вопрос о центростремительной иннервации и будем говорить только о центробежной, применяя термин «соматическая и автономная (или вегетативная) нервная система» в отношении центробежных нервных волокон.

3. Дальше, вам, вероятно, известно, что мы в настоящее время признаем, опять-таки в значительной степени на основании исследований Ленгли, определенную разницу, указываем определенные черты различия между соматическими и автономными (вегетативными) волокнами. Эти черты различия относятся к месту возникновения этих волокон в центральной нервной системе, к местам выхода из центральной нервной системы, и затем к самой структуре волокон, к их калибру, к ходу на периферии, к взаимоотношениям с периферическими органами, к некоторым функциональным особенностям.

Прежде всего относительно места выхода или возникновения различных центробежных волокон. Нам в настоящее время хорошо известно, что двигательные нервы скелетной мускулатуры, так называемые соматические нервные волокна, выходят равномерно на всем протяжении стволовой и спинномозговой частей центральной нервной системы, начиная с области четверохолмия и кончая крестцовым отделом спинного мозга. На всем этом протяжении выходят соматические нервы из всех сегментов без пропуска. Они выходят сегментарно и сегментарно распределяются на периферии, охватывая своим влиянием три соседних метамера нашей мускулатуры.

Совершенно иначе обстоит дело с так называемыми вегетативными или автономными волокнами. Тут мы имеем дело с очаговым выходом; вегетативные волокна берут начало только из некоторых участков центральной нервной системы, а именно в головном мозгу из области четверохолмия, в составе nn. oculomotorii, затем из продолговатого мозга, в составе nn. vagi и отчасти glossopharyngei, затем выходят из торако-люмбальной части спинного мозга (от первого торакального сегмента вплоть до третьего люмбального) и, наконец, из крестцовой области, из нижних крестцовых сегментов. В соответствии с этим мы говорим о четырех отделах вегетативной, или автономной, системы: о среднемозговом, бульбарном, торако-люмбальном и сакральном отделах. Ввиду большой близости в расположении среднемозговой и бульбарной систем их принято объединять вместе в краниальную систему.

Таким образом, остаются три отдела: краниальный (подразделяющийся на среднемозговой и бульбарный), торако-люмбальный и сакральный.

Между местами выхода автономных нервных волокон, между этими четырьмя очагами остаются более или менее значительные зоны, которые дают начало только соматическим двигательным волокнам скелетной мускулатуры, но не дают начала волокнам автономным. Сюда относится передняя часть продолговатого мозга, затем вся шейная часть спинного мозга, наконец нижние люмбальные и верхние сакральные сегменты спинного мозга. Эти области, как вам известно, как раз являются местами выхода наиболее значительных двигательных нервов скелетной мускулатуры, наибольшей массы соматических нервов, именно шейного сплетения, иннервирующего передние конечности, и люмбо-сакрального, иннервирующего задние (или нижние) конечности. В продолговатом мозгу находится область выхода тройничного и лицевого нервов, иннервирующих мускулатуру головы. Мы, следовательно, имеем дело с равномерным выходом соматических нервов на периферию, а в случае вегетативной нервной системы мы имеем очаговый выход из четырех определенных участков, разделенных зонами выхода больших масс соматических волокон.

4. Если мы дальше обратимся к вопросу о распределении волокон на периферии, то вегетативная, или автономная, нервная система, в отличие от соматической, характеризуется полным отсутствием сегментарности распределения. Если мы возьмем для примера торако-люмбальный отдел вегетативной нервной системы, т. е. тот отдел, который возникает начиная от первого торакального сегмента и кончая третьим люмбальным, то начинающиеся из этого отдела автономные волокна, выйдя из спинномозгового канала, отщепляются от спинномозговых нервов, образуют rami communicantes albi, входят в пограничный ствол n. sympathicus и с его ветвями распространяются по всему телу, начиная от головы и кончая хвостом или копчиком. Все тело без исключения оказывается охва-

ченным волокнами этой симпатической нервной системы. Таким образом, мы видим, что небольшой сравнительно очаг, торако-люмбальный отдел спинного мозга, является отделом, иннервирующим все органы и все ткани нашего тела без исключения. Ясно, что тут о метамерности говорить не приходится. Если обратиться к бульбарному отделу вегетативной нервной системы, то тут мы видим такую же картину: десятая пара черепных нервов n. vagus иннервирует громадную область — все органы грудной и все органы брюшной полости. Тут опять-таки говорить о метамерности не приходится. В сакральной области метамерность тоже в значительной степени оказывается нарушенной. Если иметь в виду, что автономные нервы нижних сакральных сегментов иннервируют всю тазовую область — частью кожные покровы, но главным образом органы малого и отчасти большого таза, — то тут о проявлениях метамерности говорить нельзя. Вот второе отличие.

5. Третье отличие, как я говорил, касается структуры и калибра волокон. Двигательные нервы скелетной мускулатуры — это толстые нервные волокна с очень сильно развитой мякотной оболочкой. Эти волокна имеют в диаметре 12—13—14 μ. В вегетативной нервной системе мы по преимуществу имеем дело с тонкими волокнами, от 5 до 7 μ в поперечнике. Если эти волокна и обладают мякотной оболочкой, то она чрезвычайно тонка. Во многих отделах мы имеем дело с безмякотными нервными волокнами.

6. Четвертое отличие касается способа связи с периферическими органами. Оно заключается в том, что соматические нервные волокна двигательных нервов скелетной мускулатуры представляют собою отростки конечных нейронов и по выходе из спинного мозга без перерыва достигают скелетных мышц и вступают с ними в непосредственную связь. Таким образом, клеточное тело последнего нейрона оказывается входящим в состав спинного или продолговатого мозга, а отросток без перерыва вступает в связь с рабочим органом.

В автономной нервной системе дело обстоит иначе. Там мы имеем выход из центральной нервной системы на периферию отростка предпоследнего нейрона. Этот отросток тянется лишь на известное расстояние на периферию и встречает в том или ином узловом образовании, в том или ином периферическом ганглии новое клеточное тело, около которого прерывается. Это новое клеточное тело, периферическая ганглиозная клетка, отсылает от себя новый отросток, который вступает на периферии в связь с рабочим аппаратом. Следовательно, всю вегетативную систему мы вправе обозначить как узловатую систему или ганглионированную нервную систему и имеем основание весь нервный путь от центральной нервной системы до рабочего органа разделять на два участка — на преганглионарный и постганглионарный, или предузловой и послеузловой. Те волокна, которые отходят от спинномозговой или бульбарной клетки, мы считаем предузловыми, преганглионарными, а те, которые берут начало от периферических ганглиозных клеток, мы называем постганглионарными, или послеузловыми. Это правило оказывается общим для всех вегетативных, или автономных, волокон. Подробнее об этом будет сказано ниже.

7. Если мы теперь от чисто морфологических данных перейдем к функциональной характеристике, то тут тоже мы найдем определенные отличия, которые позволяют нам относить соматические и вегетативные нервные волокна к двум различным категориям. Во-первых, тот факт, что существует перерыв в периферических узлах, является доказанным, с одной стороны, на основании хода перерождения после перерезки пе-

риферического нерва на том или ином участке, а с другой стороны, на основании специального отношения к ядам. Оказывается, что все периферические узлы, входящие в состав вегетативной нервной системы, характеризуются своеобразным отношением к никотину. Именно, отравление животных никотином, либо общее путем внутривенного введения, либо локальное путем нанесения раствора никотина на один из периферических ганглиев, ведет к тому, что наступает перерыв проводимости вегетативных путей. После отравления никотином преганглионарные волокна теряют способность вызывать те или иные периферические эффекты. Что касается постганглионарных волокон, то их эффекты оказываются сохраненными. Из этого явствует, что, очевидно, нервные узлы являются местами связи отростка одного нейрона с клеточными телами других нервных элементов. Если мы, таким образом, будем систематически отравлять отдельные узлы никотином, то мы можем точно определить, какие волокна имеют в этом узле свой перерыв. Это важно тем, что специальное отношение к никотину является характерным для всех вегетативных нервных волокон нашего организма. Таким образом, если мы встречаемся с каким-нибудь периферическим узлом и находим в нем нервную клетку, гистологическая картина которой не позволяет решить, в каких взаимоотношениях находится нервная клетка с проходящими через узел волокнами, то мы при помощи никотина можем всегда разрешить этот вопрос. Мы считаем узлами вегетативной нервной системы только те узлы, в которых никотин создает прерыв проводимости. В афферентных путях мы имеем дело с другими отношениями. В спинальных ганглиях (межпозвоночных узлах), как вы знаете, клеточные тела представляют собою трофический центр для обоих отростков — как проксимального, так и дистального. Здесь с какой-нибудь связью двух отделов нервного пути нам не приходится иметь дела, и никотин здесь оказывается недействительным. Здесь он никаких специфических эффектов не вызывает.

8. Второе функциональное отличие заключается в том, что эти волокна вегетативной нервной системы, как показывают исследования последнего времени, отличаются от соматических волокон скоростью проведения нервного импульса. В настоящее время, благодаря усовершенствованной методике исследования токов действия или, вернее, тех отрицательных потенциалов, которые возникают при возбужденном состоянии нервов, распространяются по ним и могут быть уловлены в отдельных нервных волокнах, мы можем выделить в осциллограмме данного нервного ствола отдельные зубцы, которые являются проявлением состояния возбуждения отдельных типов нервных волокон. Таким образом, сейчас имеется возможность, анализируя осциллограмму, установить скорость проведения возбуждения каждым отдельным типом нервных волокон. Мы в настоящее время знаем, что двигательные нервы скелетной мускулатуры у лягушки проводят возбуждение со скоростью 28—30 м в секунду, а у человека — от 70 до 100 м в секунду. Вегетативные волокна обладают гораздо меньшей скоростью проведения. Эта скорость определяется в 1, 2, 3 м в секунду. Ясно, что тут речь идет о совершенно особом типе нервных волокон, с гораздо более медленным течением процесса и гораздо более растянутыми временны́ми отношениями.

9. Чрезвычайный интерес представляет вопрос о механизме перехода возбуждения с нервных волокон на рабочие органы.

В настоящее время есть все основания утверждать, что вегетативные нервы действуют на принадлежащие им рабочие аппараты, вызывая на месте возникновение специфических химических агентов, которые

являются раздражителями для рабочего органа. Впервые такой механизм был допущен Эллиотом, а потом действительно обнаружен в отношении сердечной мышцы Отто Леви. Вы все, конечно, знаете, что сердечная мышца представляет собою аппарат, работающий автоматически, могущий работать без всякого участия центробежных нервов, но вместе с тем в своей деятельности подчиненный центрам вегетативной системы. Мы знаем, что сердечная мышца получает иннервацию и со стороны блуждающего нерва, и со стороны симпатической нервной системы. В сердечную ткань входят волокна и того и другого отделов вегетативной нервной системы, причем по своему влиянию на сердечную мышцу эти нервы оказываются как бы противоположными, как бы антагонистическими. Именно n. sympathicus вызывает ускорение и усиление сердечной деятельности, n. vagus вызывает ослабление и замедление сердечных сокращений. Так вот Леви обнаружил, что если вы раздражаете блуждающий нерв и вызываете замедление или остановку сердца, то в это время можно из сердца извлечь вещество, которое, будучи нанесено на второе сердце, вызовет и в этом сердце замедление сердечной деятельности или полную остановку. Если мы раздражаем симпатический нерв и вызываем ускорение и усиление сердечной деятельности, то в сердце возникает химический агент, который может быть легко извлечен и при применении к другому сердцу вызовет и в этом сердце ускорение и усиление сердечной деятельности. При этом оказывается, что эти вещества могут быть легко извлечены, легко могут быть перенесены из одного сердца в другое. Вы можете от холоднокровного сердца идти к теплокровному, от теплокровного идти к холоднокровному, и все равно этот эффект оказывается одинаковым и вызывает ту же картину, какую вызывает прямое раздражение симпатического или блуждающего нерва. Оказалось, что эти химические агенты, возникая при раздражении волокон вегетативной нервной системы, могут действовать не только на аналогичные органы другого животного, но и на все органы и ткани и вызывать в них ту характерную реакцию, которая свойственна нервам данного порядка, данного типа.

Если вы раздражаете симпатический нерв, то получаются химические агенты, которые всюду вызывают симпатические эффекты; если вы раз-раздражаете блуждающий нерв, вы получаете эффекты, которые характерны для всей парасимпатической нервной системы. Этот своеобразный способ воздействия на периферические органы в последнее время должен быть признан характерной особенностью всей вегетативной нервной системы. От первоначальных опытов с сердцем вскоре перешли на другие органы, имеющие вегетативную иннервацию, и почти везде удалось констатировать такой способ влияния.

10. Этот вопрос стоит в связи с другим, уже давно установленным фактом, с фактом наличия в организме таких химических агентов, таких гормонов, которые могут полностью воспроизводить эффекты вегетативных нервных волокон. Вы знаете, что мозговое вещество надпочечников продуцирует определенный гормон — адреналин, который мы характеризуем словами «симпатомиметический агент», «симпатомиметический гормон». Во всем теле адреналин вызывает те эффекты, которые вызываются раздражением симпатических нервных волокон. Мы всегда можем контролировать наличие симпатической иннервации, применяя адреналин. Если адреналин вызывает эффект, то мы с уверенностью можем сказать, что здесь должна иметь место симпатическая иннервация и что n. sympathicus даст тот же эффект. Наряду с этим холин дает эффекты, характерные для другой части вегетативной системы — для парасимпати-

ческой. Мы холин и называем парасимпатомиметическим агентом. Относительно симпатической нервной системы мы говорим, что на периферии симпатические волокна связаны с рабочими органами через посредство какого-то вещества, какой-то субстанции, которая чувствительна к адреналину. Такую субстанцию мы называем адреналинотропной рецептивной субстанцией. В органах, которые получают парасимпатическую иннервацию, обнаруживается холинотропная субстанция.

Эти своеобразные взаимоотношения между вегетативными волокнами и определенными гормонами настолько характерны и универсальны, а исключения так ничтожны, что в настоящее время широко пользуются ацетилхолином и адреналином для того, чтобы просто и легко разрешить вопрос, имеет ли место симпатическая или парасимпатическая иннервация. По их эффекту, почти без ошибки, можно получить ответ.

Чрезвычайно интересно, что эти взаимоотношения между вегетативной нервной системой, с одной стороны, и упомянутой группой гормонов — с другой, являются неслучайными. Оказывается, что те специфические химические раздражители, которые возникают в сердце при раздражении симпатических и блуждающих нервов и которые условно обозначаются как «симпатическое вещество» и «вагусное вещество» (Loewy), являются или действительно адреналином и ацетилхолином, или веществами, очень близкими к ним. Мы их обозначаем как ацетилхолино- или адреналиноподобные вещества. Может быть, они окажутся просто ацетилхолином и адреналином. Мы видим, что существует не только определенная связь в вызове тех или иных эффектов, но что способ воздействия вегетативных нервных волокон на рабочие органы заключает в себе выработку в ткани или впрыскивание в нее из соответствующих нервов каких-то агентов, которые вполне сходны с этими гормонами.

Учение о том, что вегетативные нервные волокна влияют на рабочие органы химическим путем, через посредство выработки каких-то химических раздражений, возникло впервые перед самой войной. В 1912 г. появилось небольшое исследование Леви. Как известно, при раздражении n. vago-sympathicus лягушки, где волокна разного происхождения оказываются перемешанными на известном участке, вы можете получать иногда преобладание вагусного эффекта, а иногда симпатического эффекта, иногда замедление сердца, а иногда ускорение. Леви наткнулся на факт, что если n. vago-sympathicus вызвал замедление сердца, то, пропуская промывную жидкость через другое сердце, можно его остановить. Война прервала эти исследования почти на 10 лет. Начиная с 1921 г. Леви принялся за усиленную разработку этого вопроса, и теперь можно считать доказанным, на основании данных Леви и целого ряда авторов, что действительно при раздражении вагусных волокон наступает торможение сердца и в то же время из сердца можно получить вещество, похожее на ацетилхолин, которое в другом сердце дает тот же эффект. При раздражении n. sympathicus получается обратная картина — получается вещество, которое вызывает ускорение и усиление сердечной деятельности.

При повторении опытов Леви одни авторы получили подтверждение, а другие нет. Ашер хотел перенести эти данные с лягушечьего сердца на сердце теплокровных животных. Раздражая n. vagus или n. sympathicus у теплокровных животных, он брал кровь, оттекавшую от сердца, и, пропуская ее через второе сердце, никаких изменений не получал. На основании этого он стал утверждать, что точка зрения Леви неправильна. Но вскоре Платнер в лаборатории Брюкке объяснил результаты Ашера

тем, что ацетилхолин и адреналин легко разрушаются в крови. Если вещества, получающиеся при раздражении нервов, похожи на ацетилхолин и адреналин, то они должны легко разрушаться. Он повторил опыты, пользуясь раствором солей Рингера, и оказалось, что в этом растворе эти вещества сравнительно хорошо держатся. Если вы пропускаете рингеровский раствор из одного сердца в другое, то получается замедление второго сердца при раздражении блуждающих нервов первого сердца. Когда Платнер начал изучать картину разрушения в крови вагусного вещества, то кривая разрушения получилась такая же, как для ацетилхолина. Наряду с этим Ланц показал, что кривая разрушения симпатического вещества вполне аналогична кривой разрушения адреналина.

Данные Леви получили еще дальнейшее развитие. Оказывается, что если имело место ускорение сердца от раздражения симпатических волокон, то промывные жидкости его вызывают замедление перистальтики кишечника. Вы можете поступить наоборот. Вы можете раздражать ветвь n. sympathicus, идущую к кишке, и получите торможение кишки. А если пропустите раствор, который омывал кишку, в сердце, то получите ускорение деятельности сердца. Наоборот, n. vagus дает усиление движений кишок и появление вещества, замедляющего сердечную работу. Таким образом, есть основание утверждать, что при действии вегетативных нервов их эффект связан с появлением на периферии, внутри рабочего органа, адреналино- или холиноподобных веществ. Такой гуморальный механизм передачи нервных влияний доказан теперь также для ряда других органов.

Очень многим в учении об этих «медиаторах» передачи нервных влияний на органы мы обязаны работам Кеннона, Дэла, Бака и некоторых других авторов. Выяснено, что эфемерность холинэргических эффектов объясняется наличием в крови и тканях энзима «холинэстеразы», расщепляющего ацетилхолин с освобождением холина, в сотни раз менее активного. Содержание холинэстеразы резко колеблется в крови различных животных и в различных тканях одного и того же организма. Выяснено, что способность эзерина (физостигмина) вызывать всевозможные вагомиметические и вообще парасимпатомиметические эффекты основана на защите ацетилхолина от разрушающего действия холинэстеразы. Поэтому в настоящее время эзерин находит себе широкое применение в практике физиологических и фармакологических исследований — там, где требуется, с одной стороны, выявить ацетилхолинэргический механизм передачи нервных влияний, а с другой стороны, сделать эти влияния более устойчивыми. Что касается адреналиноподобного вещества, служащего медиатором в передаче влияний с постганглионарных симпатических волокон на тканевые элементы, то разрушение его происходит, по-видимому, окислительным путем. По характеру отношения к ядам приходится расчленять тормозные и активирующие влияния симпатических волокон. В соответствии с этим Кеннон допускает существование двух отдельных медиаторов — «симпатинов».

Если в отношении ацетилхолина мы имеем консервирующий агент в виде эзерина, то в отношении адреналина и симпатинов таких консервирующих агентов пока не обнаружено, но зато найдены прямые сенсибилизаторы (кокаин). Уже этих фактов достаточно, чтобы показать, что гуморальная передача импульсов в вегетативной системе — процесс гораздо более сложный, чем могло бы казаться на первый взгляд. Конечный эффект является результатом целого ряда химических агентов, из которых только небольшая часть известна нам в настоящее время. Отсюда должна вытекать и значительная вариабильность эффектов.

В настоящее время Дэл предложил назвать волокна, передающие свои импульсы через адреналин, «адренэргическими», влияющие через посредство ацетилхолиноподобного вещества — «холинэргическими». Эта номенклатура очень выгодна, так как позволяет расчленить морфологическую классификацию (симпатическая и парасимпатическая системы) и химическую (адренэргические и холинэргические волокна). А последнее важно потому, что два рода волокон не абсолютно точно распределены между двумя системами, а лишь преимущественно сконцентрированы в той или другой.

11. В случае симпатической системы имеются данные, свидетельствующие о еще более глубоком родстве между адреналиноподобными веществами и деятельностью симпатических ганглиозных клеток. Оказывается, что симпатические нервные элементы, в особенности клетки периферических симпатических узлов, являются родственными тем клеточным элементам, которые вырабатывают адреналин. Клетки мозгового вещества надпочечников имеют общее происхождение с клетками симпатических нервных узлов. Они происходят из одного зачатка, но в процессе эволюции, в процессе дифференцировки они потом приобретают различные свойства: одни делаются нервными элементами в действительном смысле слова и проводят нервные импульсы, осуществляют связь между центральной нервной системой и периферическими рабочими органами, а другие — клетки мозгового вещества надпочечников — теряют вид нервных клеток, приобретают вид железистых клеток и продуцируют адреналин или адреналиноподобное вещество. На ранних ступенях филогенетического развития, у примитивных форм животных, мы констатируем, что эти нервные элементы еще не дифференцированы, и одни и те же нервные элементы являются и проводниками нервных импульсов, и местами образования, возникновения адреналиноподобного вещества. У низших червей обнаруживаются в узлах нервной системы, именно в надглоточном узле, специальные нервные клетки, по одной с каждой стороны, которые заключают в себе много хромофильной субстанции, являющейся веществом, родственным адреналину. Это хромофильное вещество включено в нервные клетки, окружает их ядра и проникает далеко в осевой цилиндр. Здесь мы имеем дело с нервными элементами, которые мы можем рассматривать как предшественников нашей симпатической нервной системы, в которых функции выработки адреналиноподобного вещества и проведения возбуждения являются сохраненными вместе. На дальнейших этапах развития получается разграничение этих функций, и мы имеем дело с двумя типами клеток, возникшими из одного эмбрионального зачатка, но осуществляющими различные формы деятельности. Следовательно, общность эффектов адреналина и симпатической системы является не случайной, а имеет глубокие корни в истории развития. Чего-нибудь аналогичного, соответствующего этому, в парасимпатических волокнах до настоящего времени еще не обнаружено. Мы не знаем такого случая, чтобы холин или холиноподобное вещество продуцировалось в каких-нибудь специальных нервных элементах как их специфический продукт.

Наоборот, все говорит о чрезвычайно широком распространении холина и его производных в организме, в частности в веществе нервных элементов. Что касается особо активного производного холина — ацетилхолина, то его роль как «медиатора» далеко не ограничивается парасимпатической системой. Прежде всего было доказано, что он играет роль в передаче импульсов с преганглионарных волокон на клетки периферических ганглиев, и притом не только парасимпатических, но и симпатических,

например верхнего шейного узла (Кибяков). В самое последнее время произошли существенные перемены в наших взглядах на механизм передачи импульсов с моторных нервов на скелетные мышцы. Если до 1936 г. проводилась принципиальная разница между вегетативной и соматической системами на том основании, что возбуждение в волокнах скелетных мышц происходит в результате какого-то физического взаимодействия между нервным и мышечным веществами, то теперь есть много оснований, чтобы признать гуморальный механизм действующим и в этом случае, причем медиатором оказывается тот же ацетилхолин (Дэл с сотрудниками, Платнер, Гинецинский и Н. И. Михельсон). Подробнее на этом вопросе придется остановиться при разборе иннервации скелетных мышц.

12. Когда я говорил о классификации вегетативной нервной системы, я упоминал, что все волокна, относящиеся к вегетативной нервной системе, имеют перерыв в периферических нервных узлах и, далее, что мы подразделяем их на три группы соответственно отделам, из которых они выходят. Это краниальный, торако-люмбальный и сакральный отделы. Я упоминал, что мы подразделяем их по другому принципу на два больших отдела — симпатический и парасимпатический, а именно: торако-люмбальный отдел, выходящий из срединной части спинного мозга, мы обозначаем словами «симпатическая нервная система» на том основании, что волокна, вышедшие из торако-люмбальной части, вступают в пограничную цепочку симпатической нервной системы и распространяются отсюда по всему телу. Волокна краниального и сакрального отделов имеют ограниченное распространение. Они главным образом иннервируют внутренние органы. Краниальные нервы иннервируют глаз, органы грудной и брюшной полостей, сакральные — кожу аногенитальной области и органы малого таза. Кроме того, как уже сказано выше, эти две группы различно относятся к адреналину и холину. Ввиду этого и предложено противопоставлять их друг другу под названиями симпатической и парасимпатической систем.

Такова в общих чертах основная схема построения вегетативной нервной системы. Надо сказать, что эта схема является общей для всех позвоночных. Начиная от рыб, у которых симпатическая нервная система находится в рудиментарном состоянии, переходя через амфибий, рептилий и птиц к млекопитающим, мы находим везде один и тот же принцип распределения этих волокон. Мы находим симпатические и парасимпатические волокна, имеющие перерыв в узлах; мы имеем распределение на отделы с промежуточными зонами; мы имеем своеобразное отношение к холину и адреналину, одинаковую связь с периферическими органами, влияние на периферические органы через адреналино- и холиноподобных веществ, т. е. вся конструкция и вся функциональная характеристика являются одинаковыми на всем протяжении царства позвоночных. Кроме того, у беспозвоночных у низших их форм, мы находим определенные элементы нервной системы, которые являются предшественниками симпатической и парасимпатической систем.

Это обстоятельство свидетельствует о том, что вегетативная система является системой довольно древней. Она в несколько других морфологических выражениях представлена и у беспозвоночных животных.

13. Если мы обратимся к остальным отделам нервной системы, иннервирующим поверхностную мускулатуру, то там отношения несколько иные. Мы видим, что отличие скорее бросается в глаза в отношении тех нервных элементов, которые иннервируют поверхностную мускулатуру, обеспечивающую удержание определенных положений тела, локомотор-

ные акты и т. д. Сама мускулатура этих низших беспозвоночных гораздо больше отличается от нашей скелетной мускулатуры, чем различные внутренние органы — от наших внутренних органов. Это отличие касается не только структуры, но и функциональных свойств и отношения к нервной системе.

Мы на основании этого вправе думать, что именно соматическая нервная система, двигательная нервная система скелетной мускулатуры, представляет собою аппарат, ушедший особенно далеко в процессе эволюции и достигший особенной специализации в процессе развития. Только нашу поперечнополосатую скелетную мускулатуру мы вправе считать передовым, наиболее совершенным типом. Мускулатура низших беспозвоночных представляется нам еще в форме гораздо более отсталой, стоящей по своим функциональным проявлениям и по характеру иннервации на гораздо более раннем этапе развития.

Если мы обратимся к вопросу о том, как влияет вегетативная нервная система на иннервируемые внутренние органы и ткани, то мы обнаружим везде, почти без исключения (а если исключения имеют место, то они скорее являются результатом недостаточно глубокого изучения предмета, чем фактической особенностью), что мышцы, в сущности, работают сами по себе, они работают автоматически, как мы это имеем в случае сердечной мышцы. Они работают автоматически, проделывая всю сложную и координированную работу под влиянием условий местной химической среды. Центробежные симпатические и парасимпатические нервы являются только регуляторами функциональных свойств мышцы и вызывают либо повышение, либо понижение работоспособности, повышение или понижение реактивности ткани на среду.

Совершенно то же самое мы видим для случаев локомоторной мускулатуры низших животных. Например, у некоторых моллюсков мускулатура, лишенная иннервации, может осуществлять свою деятельность, иногда сложную координированную деятельность, за счет местных влияний окружающей среды. Со стороны нервных узлов, через посредство нервных волокон, мускулатура этого типа получает опять-таки регулирующие импульсы, как сердечная мускулатура. Еще отчетливее это выступает у асцидий.

У позвоночных, начиная с рыб и кончая человеком, мы наталкиваемся на другие отношения. Соматическая иннервация уже не является регулятором той деятельности, которая возникает автоматически. Наши скелетные мышцы, как вы знаете, автоматизма лишены совершенно, по крайней мере в нормальном состоянии, и приходят в деятельность только под влиянием импульсов, которые приносятся от центральной нервной системы по двигательным соматическим нервам. Мы находимся, следовательно, на таком уровне прогресса, когда двигательный аппарат освободился от влияния местных химических и физических агентов и стал под контроль центральной нервной системы, обусловливающей более точное и более дифференцированное выполнение дробными частями мышечной массы тех или иных актов деятельности. Это обстоятельство в высшей степени важно с точки зрения понимания как нормальных физиологических отношений в животном организме, так и некоторых болезненных процессов, особенно интересных для невропатологов и психиатров, ежедневно сталкивающихся именно с этими болезненными формами. Целый ряд заболеваний мышечной ткани, особенно миопатий, можно понять в настоящее время только с точки зрения того эволюционного развития мускулатуры, о котором я говорил. Определенные болезненные формы являются просто проявлением известной отсталости в раз-

витии, известного атавизма, приближения поперечнополосатой мускулатуры к тем формам деятельности и к тем этапам развития, которые являются характерными для отдаленных предков или для низших представителей животного царства в настоящее время. Для меня этот вопрос особенно важен, и я должен буду на нем подробно остановиться, потому что в своем дальнейшем изложении, когда я обращусь к освещению тех данных, которые получены мною и моими сотрудниками, мне придется все время базироваться на некоторых предположениях, в частности на предположении об определенном порядке развития функций скелетной мускулатуры. Это есть исходная база для правильного представления о роли вегетативной нервной системы. С этой точки зрения я и буду трактовать дальнейший материал.

ЛЕКЦИЯ ДЕСЯТАЯ

ИННЕРВАЦИЯ СОСУДОВ И ЖЕЛЕЗ

1. Акцессорная иннервация скелетных мышц. — *2.* Сосудодвигательная иннервация. Особое положение сосудорасширителей. Схема Бейлиса. Антидромное проведение. — *3.* Учение Кен Куре о самостоятельных центробежных волокнах в задних корешках. — *4.* Аксон-рефлексы. Противоречия двух точек зрения на сосудорасширители. — *5.* Предположительная схема автора, могущая примирить эти противоречия. Данные Левицкой и Сонина. — *6.* Основные моменты учения об иннервации слюнных желез. — *7.* «Секреторные» и «трофические» нервы. — *8.* Паралитическая секреция. Выводы относительно эволюции иннервационного аппарата желез. — *9.* Иннервация желудочных желез. Секреторно-задерживающие нервы. Гуморальные механизмы управления желудочными железами. — *10.* Нервный и гуморальный механизмы управления поджелудочной железой. — *11.* Иннервация печени и кишечных желез. — *12.* Общие заключения об иннервации пищеварительных желез.

1. Я должен теперь указать некоторые исключения из схемы, представленной вам в предыдущей лекции. Прежде всего нужно напомнить следующее. Я упомянул, что под соматическими волокнами мы подразумеваем д в и г а т е л ь н ы е н е р в ы с к е л е т н о й м у с к у л а т у р ы. Еще лет 10 тому назад давалось другое определение. Говорили о нервах, иннервирующих скелетную мускулатуру, не упоминая слова «д в и г а т е л ь н ы е» нервы скелетной мускулатуры. Так гласила классификация Ленгли. Это явление не случайное, что я сегодня все время подчеркиваю «д в и г а т е л ь н ы е нервы скелетной мускулатуры». Когда Ленгли устанавливал свою классификацию, он предполагал, что скелетные мышцы получают только одного рода центробежные нервы, а именно те толстые соматические волокна, с которыми мы всегда имеем дело как с двигательными нервами. Поэтому он по морфологическому признаку противопоставлял соматические волокна автономным (вегетативным). Он говорил, что соматические — это те, которые иннервируют скелетную мускулатуру, а автономные — те, которые иннервируют все другие образования в организме. Однако в последние годы появились указания на наличие второго рода нервных волокон в скелетной мускулатуре. Скелетные мышцы получают не только соматические нервные волокна, но и акцессорные волокна, более тонкие, с тонкой мякотной оболочкой, заканчивающиеся внутри мышцы отдельными, мелкими гиполеммальными концевыми пластинками. Приходится говорить о раздельной второй иннервации, кроме соматической. Как утверждают некоторые гистологи на основании опытов с перерождением, эту добавочную, или акцессорную, иннервацию нужно трактовать как симпатическую, по крайней мере для подавляющего большинства мышц. Следовательно, мы не можем говорить, что для скелетных мышц существует соматическая, а для всех других — вегетативная нервная система, потому что вегетативные волокна попадают и в скелетную мускулатуру, причем ими иннервируются

не только сосуды, но и мышечные волокна. Дальнейшая часть моего курса и будет посвящена выяснению роли этой акцессорной иннервации скелетных мышц. Сейчас я временно отхожу от этого вопроса, чтобы сначала разобрать некоторые другие исключения из представленной схемы.

2. Вы знаете, что в гладкой и сердечной мускулатуре мы обычно констатируем существование двух родов нервных волокон, которые оказывают противоположные влияния на мускулатуру: понижают тонус или повышают его, ослабляют или усиливают сокращения. Для мускулатуры пищеварительного канала мы в симпатической системе обнаруживаем тормозное влияние, а в n. vagus — положительное влияние. В случае сердца наоборот: n. vagus тормозит, а n. sympathicus влияет положительно. В сосудистых трубках гладкая мускулатура обладает тонусом и оказывается постоянно более или менее сокращенной под влиянием механического натяжения, температуры и химических агентов, находящихся в крови. Мы знаем о существовании двух родов нервов, из которых одни усиливают, другие понижают сокращение сосудистых стенок. Мы их обозначаем как нервы сосудосуживающие и сосудорасширяющие.

Относительно сосудосуживающих нервов нам особенно говорить не приходится, потому что почти во всех областях тела сосудосуживающие нервы принадлежат симпатической нервной системе и прекрасно укладываются во всех отношениях в ту схему, которую я только что начертил.

Не так просто обстоит дело с сосудорасширяющими нервами. Что большинство их относится именно к парасимпатической системе — это утверждают на основании их отношения к ядам. Я говорил выше, что все парасимпатические волокна отличаются своеобразным отношением к холину и ацетилхолину. Сосудистая мускулатура реагирует на холин так же, как на раздражение сосудорасширителей. Холин вызывает расширение сосудов. Мало того, в последнее время Дэл (Dale) показал, что механизм действия сосудорасширителей является аналогичным механизму парасимпатической нервной системы, именно он установил, что действие их основано на местном образовании холиноподобных веществ. Но наряду с этим оказывается, что сосудорасширители представляют собою целый ряд особенностей и не укладываются в указанную выше схему Ленгли. Прежде всего обнаруживается, что сосудорасширяющие волокна покидают центральную нервную систему не по передним корешкам спинальных нервов, как это требуется схемой Белла и Мажанди, а по задним корешкам, вместе с чувствительными волокнами. Затем, эти волокна имеют сегментарный выход и метамерное распределение на периферии. Они выходят из всех сегментов и иннервируют те метамеры тела, которые этим сегментам соответствуют. Нет данных, доказывающих существование периферического перерыва. Мало того, при ближайшем анализе оказывается, что сосудорасширяющие волокна как будто не представляют собою самостоятельных центробежных волокон, а идентичны тем чувствительным волокнам, которые по задним корешкам вступают в спинной мозг, что этим чувствительным волокнам, проходящим в составе заднего корешка, свойственна физиологическая особенность на каждом шагу обнаруживать и проявлять способность двустороннего проведения. Мы в настоящее время знаем, что каждое нервное волокно, к какой бы системе оно ни принадлежало, обладает способностью проводить возбуждение в двух противоположных направлениях. Это основное свойство нервного волокна. Но мы обычно не имеем случая наблюдать физиологическое использование этой двусторонней проводимости. Когда же мы добираемся до заднекорешковых волокон, то эта двусторонняя проводимость оказывается использованной. Одно и то же волокно несет от пери-

ферии к центру тот или иной чувствительный импульс, а от центра к периферии — сосудорасширяющее влияние. Мы должны себе представить, что где-то на периферии осевой цилиндр ветвится и одна коллатераль вступает в связь с рецептором, с чувствительным прибором на поверхности тела, а другая подходит к кровеносному сосуду и снабжает его мускулатуру тормозными волокнами, которые, расслабляя стенку сосуда, ведут к расширению его.

Такое объяснение до последнего времени принимает большинство авторов. Оно принадлежит Бейлису и основано как на его личных физиологических наблюдениях, так и на морфологических данных Шеррингтона и Дэла.

3. В последнее время возникла другая точка зрения, которая утверждает, что тут говорить об использовании двусторонней проводимости, говорить о так называемом «антидромном» проведении не приходится, а нужно признать в задних корешках существование специальных нервных волокон, которые ранее не были открыты морфологически только потому, что авторы (Шеррингтон, Дэл) применяли приемы окраски нервных волокон, которые пригодны для обнаружения толстых, но не тонких мякотных волокон. Новые данные приводят якобы к заключению, что сосудорасширители в действительности представляют собою тонкие волокна с очень тонкой мякотной оболочкой. Нужно себе представить дело так, что, вопреки схеме Белла и Мажанди, центробежные волокна пошли по задним корешкам.

Группа авторов во главе с Кен Куре считает далее, что неправильно рассматривать спинальные ганглии как однородные, в которых расположены только биполярные клетки, а что их нужно считать смешанными узлами, которые являются, с одной стороны, узлами, содержащими клеточные тела чувствительных нервов, а с другой стороны, узлами вегетативной нервной системы, с наличием перерыва волокон. Этот вопрос сейчас является одним из спорных вопросов физиологии и морфологии нервной системы и требует своего разрешения. Сейчас этот вопрос стоит на очереди.

Для понимания ряда клинических симптомов, конечно, будет в высшей степени важно, какое разрешение найдет себе этот вопрос, потому что очень многое в патологии нервной системы, в особенности в патологии сосудистой системы, мы должны будем толковать так или иначе в зависимости от того, как этот вопрос будет разрешен. Во всяком случае уже тот материал, который накопился до последнего времени, представляет большой интерес. Многое из этого материала сохраняет свое значение по настоящее время и дает нам ключ к пониманию некоторых явлений, о которых мы будем говорить в дальнейшем.

По старой точке зрения Бейлиса, которая возникла в конце прошлого столетия и развивалась в первые 10—15 лет нынешнего столетия, мы должны себе представить дело так, что осевой цилиндр чувствительного волокна по пути ветвится и одна из коллатералей идет к рецептору, а другая — к кровеносному сосуду и действует на него тормозящим образом, заставляет его расслабиться. Для вас понятно, что такое утверждение должно базироваться на каких-то фактах. Оно имеет большое принципиальное значение. Действительно, можно ли себе представить существование таких отношений, чтобы осевой цилиндр на периферии ветвился и давал коллатерали? Несколько десятков лет тому назад существовало утверждение, что осевой цилиндр ветвиться не может, что дендриты ветвятся, а аксоны нет. Впервые ветвление аксонов было доказано русским физиологом и гистологом Бабухиным на нервах, иннерви-

рующих электрические органы рыбы Malapterurus. На этом же объекте была с достоверностью установлена тем же автором и двусторонняя проводимость нервного волокна. На основании этого и могли возникнуть наши представления о ходе сосудорасширителей.

Штриккер, а вслед за ним Бейлис показали, что расширение сосудов констатируется при условии, если раздражение нанесено на периферический конец заднего корешка, раздражение же переднего корешка не сопровождается сосудорасширяющим эффектом. Дальше, оказывается, что если перерезать и задний и передний корешки, т. е. весь спинномозговой нерв проксимально от межпозвоночного узла, то через некоторое время наступает уоллеровское перерождение, причем периферический переднекорешковый отрезок перерождается до концевых приборов. Что касается волокон задних корешков, то они оказываются неперерожденными в периферическом отрезке; перерождению подвергаются только центральные отростки и притом все без исключения.

Так представлялось дело еще лет 15 тому назад. На основании этого и приходилось утверждать, что сосудорасширяющие волокна есть те же волокна, которые проводят чувствительные импульсы.

4. Тогда же обнаружилось следующее явление. Если вы на поверхности кожи производите раздражение рецепторов тем или иным способом, вы можете получить определенную сосудистую реакцию. Вы знаете, что, нанося какой-нибудь раздражающий агент на кожу, мы можем получить вокруг раздражаемого пункта местное расширение сосудов. Это происходит, например, при укусе насекомых или нанесении каких-нибудь раздражающих веществ вроде горчичного масла. Вы можете получить на определенном участке тела сосудорасширяющий эффект также после того, как вы перерезали и передние и задние корешки спинальных нервов для данной области тела.

Следовательно, несмотря на то что путь для рефлекторной передачи прерван, у вас получается подобие рефлекторной реакции. При указанном выше представлении (Бейлис) дело становится вполне понятным. Здесь речь может идти о том, что вы, раздражая рецептор, создаете возбуждение в нерве, это возбуждение распространяется по осевому цилиндру в центростремительном направлении, но на месте перерезки импульс глохнет, потому что путь прерван. А в том месте, где осевой цилиндр ветвится, возбуждение должно неизбежно перейти с одной коллатерали на другую и, так как каждое волокно проводит в обоих направлениях, возбуждение доходит в центробежном направлении (антидромно) до сосудистой системы, которая находится в сфере влияния этого же осевого цилиндра. Такой способ передачи с периферии на какой-либо рабочий орган Ленгли назвал словом «аксон-рефлекс», или «псевдорефлекс», потому что под истинным рефлексом мы подразумеваем передачу через центральную нервную систему по определенной рефлекторной дуге, состоящей по крайней мере из двух нейронов. Чрезвычайно важно, что интересующая нас сосудистая реакция является действительно аксон-рефлексом, а не случаем передачи возбуждения через рефлекторный центр в спинальном ганглии. Мы могли бы представить себе дело и так, что в спинальном ганглии имеются две раздельные клетки — клетка чувствительного волокна и отдельная клетка центробежного сосудорасширяющего волокна. Мы могли бы себе представить, что в ганглии чувствительное волокно вступает в контакт с клеткой центробежного пути. Здесь мы имели бы настоящий нервный центр, с передачей импульса с одного нервного элемента на другой. Так себе и пытались сначала представить дело, но это представление не оправдывается, потому что если бы дело

обстояло так, то после перерезки нерва дистально от ганглия рефлекс должен был бы исчезнуть. Между тем оказывается, что при такой перерезке эта местная сосудистая реакция сохраняется.

Это можно понять только при допущении, что одна и та же нервная клетка дает два волокна, из которых одно подходит к чувствительному окончанию, а другое — к сосуду. Благодаря этому условию, несмотря на перерезку нерва и отделение от клеточного тела, передача все-таки существует, потому что для этого, кроме деления аксона на периферии, ничего не требуется. Если вы производите перерезку проксимально от узла, аксон-рефлекс сохраняется на протяжении многих месяцев, без всякого ограничения срока, потому что трофический центр остается связанным с осевым цилиндром и осевой цилиндр не перерождается. Если же вы производите перерезку дистально от узла, вы получаете сохранность аксон-рефлекса только на несколько дней. С 8—9-го дня сосудистая реакция начинает пропадать. Следовательно, клеточное тело важно не для самой передачи импульсов, а только как орган, управляющий питанием нервного волокна и гарантирующий сохранность и функциональную способность этих элементов (как трофический центр).

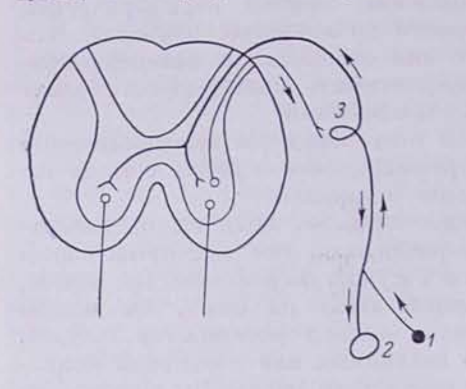


Рис. 24. Гипотетическая схема заднекорешковых волокон.

Толстое волокно — чувствительное и вместе с тем постганглионарное сосудорасширяющее, *тонкое волокно* — преганглионарное сосудорасширяющее. *1* — рецептор, *2* — кровеносный сосуд, *3* — клетка межпозвоночного узла. *Стрелки* — направление возбуждения.

5. Так дело и представлялось до недавнего времени. По схеме же, предлагаемой теперь Кен Куре, дело должно обстоять несколько иначе. Мы должны представить себе чувствительный путь и рядом с ним особый центробежный путь, который начинается из клеток боковых рогов спинного мозга и дальше идет в виде тонкого волокна по заднему корешку до узла и здесь прерывается около местной мелкой клетки; дальше он идет в виде постганглионарного сосудорасширяющего волокна на периферию. Такой способ объяснения, в известных отношениях правдоподобный, все же оказывается неприемлемым ввиду тех фактов, которые нам известны относительно местной сосудистой реакции. Мне лично кажется, что мы должны будем или остановиться на представлении Бейлиса, которое я только что изложил, или, если Кен Куре окажется прав, должны будем внести некоторые усложнения в его схему. Тогда возникла бы новая схема иннервации, по которой мы должны были бы представить себе дело так (рис. 24). Мы должны были бы представить в составе заднего корешка чувствительное волокно и рядом с ним второе — центробежное, заканчивающееся в узле у той же клетки, которая является клеткой чувствительного нейрона. Такая схема вполне гармонировала бы и с представлениями Кен Куре, и с тем фактическим материалом, который мы имеем до последнего времени в физиологии и который привел Бейлиса к его точке зрения. При этом условии мы имели бы самостоятельный выход центробежного волокна из спинного мозга; мы имели бы перерыв в периферическом ганглии, как это свойственно всей остальной вегетативной системе. Иначе говоря, преганглионарный отдел сосудорасширяющего пути являлся бы

самостоятельным, обособленным, постганглионарный же обеспечивался бы чувствительным волокном, ветвящимся согласно схеме Бейлиса. Вместе с тем мы имели бы основание для получения тех аксон-рефлексов, которые представляют собою бесспорный факт. Эта схема объяснила бы еще некоторые факты, которые явно противоречат схеме Кен Куре.

Дело заключается в следующем. Когда Бейлис создавал свою теорию о сосудорасширяющих нервах, ему приходилось базироваться не только на морфологических данных Шеррингтона и Дэла, что перерезка заднего корешка проксимально от узла не сопровождается перерождением периферического отрезка, но и на известных функциональных отношениях. Бейлис убедился в том, что если раздражать периферический конец заднего корешка через несколько недель после перерезки его (проксимальной по отношению к межпозвоночному узлу), то получается сосудорасширяющий эффект. По схеме Кен Куре, после перерезки заднего корешка проксимально от ганглия этот отросток должен был бы перерodиться, потому что трофический центр находится в спинном мозгу и раздражение периферического отрезка заднего корешка сосудистого эффекта вызвать не могло. А Бейлис получал эффект, и притом не только в ответ на электрическое, но и на механическое раздражение, через 3—4 недели после перерезки.

Если мы примем ту схему, которую предлагаю я, как возможную, то дело станет понятным, противоречия будут сглажены. Тогда окажется, что волокна Кен Куре перерождаются действительно и исчезают, но чувствительное волокно остается неперерожденным, и, следовательно, мы с него будем получать сосудорасширяющий эффект. Вместе с тем мы получим объяснение, каким образом чувствительное волокно принимает на себя с сосудодвигательного центра импульс, который передает на периферию. На обычной схеме Бейлиса оставался открытым кардинальный вопрос, каковы внутрицентральные связи этих волокон и каким образом и с какого момента начинается антидромное проведение.

Комбинация новых представлений Кен Куре со старыми представлениями Бейлиса дает возможность весь фактический материал — от первого до последнего факта — объяснить без каких-либо противоречий и затруднений. Это я высказал как рабочую гипотезу, которая могла бы понадобиться, если бы оказалась подтвержденной точка зрения Кен Куре о наличии центробежных путей в задних корешках.

Вопрос о наличии в составе задних корешков особых центростремительных волокон был по моей просьбе заново переработан Левицкой, причем руководство гистологической частью работы любезно осуществил Дойников.

Мы перерезали у кошек отдельные задние корешки, и по истечении нужных для дегенерации сроков Левицкая исследовала как центральные, так и периферические отрезки. В отдельных опытах с экстрадуральной перерезкой задних корешков в центральной (проксимальной к мозгу) культе обнаружились неперерожденные волокна, соответственно тому, что описывает Кен Куре. Но дальнейшее исследование показало, что в концах центральных культей при экстрадуральной перерезке могут попадаться группы нервных клеток, в процессе миграции очевидно оставшихся и не выдвинувшихся до уровня ганглия. Это явление не случайное, а связанное со всей историей развития ганглия. Неравномерная миграция клеток, с более или менее значительным отставанием отдельных групп или, наоборот, со слишком далеким уходом их на периферию, отмечена была еще Гиртлем для задних корешков, Ленгли и Орбели для клеток симпатических ганглиев, Лаврентьевым для блуждающих нервов. Оче-

видно, игнорирование этого обстоятельства и привело Кен Куре к его заключениям о наличии в задних корешках волокон, не перерождающихся при экстрадуральной перерезке корешков и якобы имеющих трофические центры в спинном мозгу. Во всех опытах с интрадуральной перерезкой Левицкая наблюдала полное перерождение всех волокон центральной культи (как толстых, так и тонких) и не обнаруживала перерожденных волокон в периферической культе. Но наряду с этим у нас в лаборатории Сониным получены новые данные, которые, с одной стороны, заставляют приписать «антидромному» проведению по задним корешкам более широкую роль и говорят о холинэргическом характере волокон задних корешков, а с другой стороны, не укладываются ни в рамки теории Бейлиса, ни в рамки теории Кен Куре, но легко могут быть объяснены при допущении предложенной мною схемы. Именно, Сонин показал, что перерезка задних корешков 7-го, 8-го и 9-го нервов у лягушки ведет к быстро развивающейся атрофии мышц соответствующей задней конечности. В острых опытах Сонин обнаружил, что раздражение упомянутых задних корешков у лягушки сопровождается изменением хронаксии двигательных волокон седалищного нерва и колебанием кожных потенциалов. Эти эффекты получались не только при очень тщательно проводимом электрическом раздражении, но и при раздражении механическом. Они резко усиливались и растягивались во времени при предварительной эзеринизации. Но особенно интересно то, что подобные эффекты получались при нанесении слабых растворов никотина на спинальные ганглии, как если бы тут имели место синаптические аппараты порядка вегетативных ганглиев, но наряду с этим даже высокие концентрации никотина не устраняли эффектов электрического и механического раздражения, как при наличии непрерывного проведения.

6. Разрешите теперь остановиться на вопросе об иннервации желез, главным образом желез пищеварительного канала. Факт установления секреторных нервов, т. е. нервов, вызывающих работу желез, относится к 1851 г., когда Людвиг показал, что раздражение периферического отрезка перерезанной chorda tympani сопровождается отделением слюны из подчелюстной слюнной железы. В дальнейшем в учении о секреторных нервах нужно отметить следующие важные моменты:

1) обнаружение факта влияния на работу слюнных желез раздражения шейного симпатического нерва (Людвиг, 1856);

2) установление Клодом Бернаром (1858) и Экгардом (1869) различного характера секреции при раздражении chordae tympani и симпатического нерва;

3) заключение Гейденгайна (1868) о существовании двух родов железистых нервов — «секреторных», вызывающих отделение жидких составных частей (воды с солями), и «трофических», управляющих выработкой специфических органических составных частей слюны.

Обнаружение Клодом Бернаром (1851) сосудосуживающих и сосудорасширяющих нервов привело к необходимости пересмотра каждого отдельного пункта учения о нервах, управляющих деятельностью желез. Возникшее в то время предположение, что слюноотделение есть результат физической фильтрации крови, было проверено и отвергнуто Людвигом, который осуществил свой классический, сохранивший свое значение до сего времени опыт с параллельным измерением давления в протоках подчелюстной железы и в артериальной системе. Оказалось, что при раздражении chorda tympani давление в протоках подчелюстной железы под влиянием секреторной деятельности железистых клеток может достигнуть высоты значительно большей, чем кровяное давление

в артериальной системе, а тем более в системе капиллярной, из которой должна была осуществляться фильтрация. Таким образом, было бесспорно доказано, что толковать процесс слюноотделения как фильтрацию нельзя.

Далее, тем же Людвигом было показано, что применение атропина сопровождается выпадением секреторного влияния chordae tympani при полной сохранности сосудорасширяющего эффекта. Значительно позже было обнаружено, что применение йохимбина может сопровождаться выпадением сосудосуживающего влияния симпатического нерва при сохранности секреторного эффекта. Маевский (1921) показал, что при помощи пилокарпина можно разделить у кошки секреторный эффект барабанной струны от сосудорасширяющего. Атропин восстанавливает утраченную под влиянием пилокарпина способность барабанной струны расширять сосуды подчелюстной слюнной железы. Таким образом, независимость секреторных влияний нервов на железистую ткань от влияний сосудистых была твердо установлена.

7. В отношении учения Гейденгайна о секреторных и трофических волокнах тоже возникло расхождение мнений под влиянием учения Клода Бернара о сосудосуживающих и сосудорасширяющих нервах. Ленгли объяснил разницу в составе слюны, отделяющейся при раздражении того или иного нерва, не тем, что в этих нервах проходят различные или «секреторные» или «трофические», по терминологии Гейденгайна, волокна, а тем, что единый род секреторных волокон раздражается совместно либо с сосудорасширяющими (chorda tympani), либо с сосудосуживающими (sympathicus) волокнами.

Однако эта точка зрения Ленгли не может объяснить прекрасных опытов, осуществленных в лаборатории И. П. Павлова Бабкиным. Последний показал, что если раздражать собаку с хронически выведенным протоком подчелюстной железы либо пищевыми, либо отвергаемыми раздражителями, вызывающими, как известно, секрецию различной по составу слюны (богатой муцином при пищевых раздражителях и водянистой при раздражителях отвергаемых), то в обоих случаях кровообращение в слюнной железе резко увеличивается в силу наступающего при секреции расширения кровеносных сосудов. Этим было показано, что различное содержание плотных составных частей в слюне не может быть просто объяснено различными размерами скорости тока крови.

В вопросе об иннервации слюнных желез внимание исследователей давно привлекали два темных пункта. Во-первых, неясна была роль симпатической иннервации в нормальном акте слюноотделения при действии адекватных раздражителей на слизистую рта. Давно известен факт, что при перерезке барабанной струны рефлекторная секреция выпадает. Следовательно, одной симпатической иннервации недостаточно для вызова нормальных рефлексов. Бабкин, работая в лаборатории И. П. Павлова, пытался выяснить роль «трофических» в смысле Гейденгайна симпатических волокон путем сопоставления плотных остатков в рефлекторно выделенной слюне у собаки в норме и после иссечения верхних шейных узлов. Однако сколько-нибудь заметной разницы обнаружить ему не удалось. Попытка Анрепа уловить разницу во времени восстановления железы после истощения в зависимости от наличия или отсутствия этих узлов тоже не увенчалась успехом. Позже Маевскому в лаборатории Бабкина удалось показать, что рефлекс по симпатической системе может быть обнаружен, если собаке с перерезанной барабанной струной вводить пищевые раздражители в рот на фоне пилокарпинной секреции: равномерная умеренная секреция претерпевает каждый раз резкое повышение,

перерезка n. sympathicus на шее устраняет этот эффект. Из этого автор делает вывод, что по симпатическим волокнам, вероятно, и в норме проводятся к железе рефлекторные импульсы, которые вызывают эффект в возбужденных со стороны барабанной струны клетках и ведут, может быть, к более экономной их работе. Это опять-таки очень напоминает те отношения, которые мы имеем в скелетной мышце, где моторная иннервация вызывает двигательные эффекты, а симпатическая влияет на течение этих эффектов путем изменения функциональных свойств нервно-мышечного прибора.

Вторым темным пунктом до недавнего времени являлся факт, описанный в лаборатории И. П. Павлова Острогорским. После перерезки как барабанной струны, так и шейного симпатического нерва можно вызвать отделение слюны сильным (болевым) раздражением центрального конца любого периферического нерва. Бабкин разъяснил этот факт, указав на рефлекторную секрецию адреналина как на причину слюноотделения. В настоящее время мы можем добавить, что вторым эндокринным моментом в этом случае может являться рефлекторная же секреция гормонов задней доли мозгового придатка. Подробнее об этом будет сказано в лекции об эффектах ноцицептивных раздражений.

8. Оценивая роль нервной системы в отношении работы слюнных желез, следует подчеркнуть то обстоятельство, что в нормальных условиях работа слюнной железы осуществляется исключительно под влиянием импульсов, приходящих к железе со стороны центральной нервной системы по тем или иным секреторным нервам. Уловить какое-либо влияние циркулирующих в крови химических агентов на нормальные слюнные железы не удается. Только при условии выключения секреторной иннервации мы обнаруживаем наступление своеобразного состояния железистой ткани, которое выражается в так называемой паралитической секреции. Через 20—40 часов после перерезки chorda tympani подчелюстная слюнная железа начинает осуществлять непрерывную постоянную секрецию в размере около 2—3 капель слюны за минуту. Эта секреция длится часами и сутками — до 45—48 суток — в течение времени, необходимого для того, чтобы из центрального отрезка перерезанного нерва проросли новые волокна в периферическую культю и в железистую ткань. 45—48 дней составляют срок, необходимый для регенерации и функциональной реституции волокон chorda tympani.

Тут мы обнаруживаем своеобразные взаимоотношения. Паралитическая секреция исчезает к тому моменту, когда по реституированному нервному волокну начинают проводиться импульсы со стороны центральной нервной системы и восстанавливается рефлекторная деятельность слюнной железы. Из этого мы вправе сделать вывод, что железистая ткань, лишенная постоянных нервных импульсов, оказывается подверженной воздействию каких-то агентов, обычно циркулирующих в крови, в силу чего и наступает эта спонтанная постоянная секреция. Роль секреторной иннервации состоит не только в вызывании в определенные моменты под влиянием определенных раздражителей, падающих из внешнего мира, рефлекторной секреции, но и в постоянном понижении возбудимости клеток слюнных желез по отношению к тем химическим агентам, которые циркулируют в крови. Иначе говоря, мы видим здесь полную аналогию с тем, что находим в случае поперечнополосатой скелетной мышцы, которая, потеряв двигательную иннервацию, начинает реагировать фибриллярными сокращениями или длительными тоническими сокращениями на некоторые химические агенты.

Как и в последнем случае, мы вправе думать, что в истории развития

слюнных желез нужно признать два этапа — более ранний этап подчинения химическим воздействиям среды и более поздний этап возникновения специальной секреторной иннервации, подавляющей реакцию на химические раздражители и ставящей железу в условия более уточненной реакции на явления внешнего мира.

Эти соображения еще более оправдываются, если произвести сравнительную оценку роли нервной системы в деятельности различных желез пищеварительного канала. В то время как для слюнной железы при нормальных условиях ее деятельности мы знаем только один механизм управления — механизм нервный, в случае желез желудочных и поджелудочной мы наталкиваемся на параллельное существование двух механизмов управления.

9. История учения о механизмах, управляющих деятельностью желудочных и поджелудочной желез, чрезвычайно сложна. Здесь мы наталкиваемся на ряд противоречивых взглядов, сменявших друг друга и затруднявших в течение долгих лет правильную оценку фактов. Именно тот самый Гейденгайн, который не допускал для слюнных желез никаких механизмов секреции, кроме нервных, в отношении желез желудочных признавал единственно только гуморальный механизм, основанный на раздражении клеток желудочных желез всасывающимися из пищеварительного канала составными частями пищи или продуктами ее переваривания. Эта точка зрения Гейденгайна явно противоречила имевшимся до него наблюдениям Бомона и целого ряда других авторов о так называемой «психической секреции» желудочного сока — секреции, возникающей при одном только виде пищи или при одной только мысли о ней. Отрицательное отношение Гейденгайна к существованию секреторной иннервации желудочных желез было основано, с одной стороны, на том, что Гейденгайну не удалось получить влияния нервов на работу желудочных желез при искусственном электрическом раздражении нервов блуждающего и симпатического, с другой стороны, на том, что изолированный по методу Гейденгайна желудочек обнаруживал довольно правильную работу при приеме пищи и не обнаруживал ни малейшего намека на секрецию при показывании животному пищи.

Только после классических работ И. П. Павлова удалось выяснить причину ошибочного заключения Гейденгайна. И. П. Павлов показал, что отсутствие отделения желудочного сока при показывании пищи у собаки с гейденгайновским изолированным желудочком является не опровержением, а доказательством секреторной роли блуждающих нервов. Самый способ выкраивания лоскута из желудочной стенки при операции Гейденгайна связан был с перерезкой нервных волокон, идущих к железам, чем и исключалась возможность нервных влияний. Неудачи Гейденгайна в опытах с искусственным раздражением нервов И. П. Павлов объяснил наличием в тех же нервных стволах секреторно-тормозящих волокон, а отчасти нарушением кровообращения из-за остановки сердца (при раздражении n. vagus) или резкого сужения сосудов (при раздражении n. splanchnicus). И действительно, при применении своеобразной методики раздражения нервов в полухроническом опыте И. П. Павлов показал, что тормозные нервы сердца и секреторно-тормозящие волокна перерождаются раньше, чем секреторные, и через несколько дней (3—4) после перерезки блуждающего нерва раздражением его может быть с легкостью вызван положительный секреторный эффект (И. П. Павлов и Шумова-Симановская).

Впоследствии в лаборатории И. П. Павлова Ушаковым была разработана методика, позволившая получить секрецию желудочных желез

при раздражении блуждающего нерва и в условиях острого эксперимента. Наконец, надо отметить, что в недавнее время, опять-таки в лаборатории И. П. Павлова, было доказано, что секреция желудочных желез может быть вызвана раздражением симпатических волокон (n. splanchnicus), но опять-таки при условии предварительной перерезки нерва, за время, достаточное для перерождения сосудосуживающих волокон (Фольборт и Кудрявцев).

Таким образом, в случае желудочных желез мы наталкиваемся на несомненное наличие нервного механизма двоякого рода: возбуждающего и тормозящего секрецию.

Наряду с этим мы имеем несомненные доказательства существования гуморального механизма управления деятельностью желудочных желез. Относительно этого гуморального механизма тоже создалось много противоречий, но в настоящее время можно считать бесспорно доказанным, что химические агенты, вызывающие секрецию, должны быть отнесены к двум различным группам. С одной стороны, это агенты, которые попадают в пищеварительный канал в готовом виде, как составные части пищевых средств, и, всасываясь из пищеварительного канала, непосредственно раздражают железистые клетки или нервные окончания. Наряду с этим под влиянием некоторых химических агентов, находящихся в пищеварительном канале, слизистая оболочка пилорической части желудка продуцирует какое-то специфическое вещество, так называемый пилорический секретин или гастрин, который, возникнув в слизистой оболочке пилорической части, всасывается и действует специфически-раздражающим образом на клетки желудочных желез. Впрочем, в последнее время все больше накапливается фактов, говорящих против специфичности пилорического секретина и за тождество его с гистамином.

10. В отношении поджелудочной железы И. П. Павловым еще в 70-х годах прошлого столетия, опять-таки в условиях полуострого-полухронического опыта, было доказано, что раздражение блуждающего нерва на шее сопровождается отчетливой секрецией поджелудочного сока при условии, если от перерезки нерва прошло несколько дней (3 или 4) — время, необходимое для перерождения сердечных тормозных волокон и секреторно-задерживающих волокон для поджелудочной железы.

В дальнейшем при раздражении внутрибрюшных ветвей блуждающего и симпатического нервов И. П. Павлову в сотрудничестве с Попельским удалось обнаружить наличие отдельных пучков, вызывающих либо секреторный, либо тормозной эффект в отношении поджелудочной железы.

Наряду с этим после тщательной перерезки всех нервных пучков, идущих к поджелудочной железе, И. П. Павлов и Попельский обнаружили, что вливание в двенадцатиперстную кишку соляной кислоты сопровождается отделением поджелудочного сока, которое количественно нисколько не уступает отделению в нормальных условиях. Этот факт И. П. Павлов и Попельский, находившиеся под влиянием успехов раздражения нервов, истолковали как результат какого-то местного рефлекса с двенадцатиперстной кишки на поджелудочную железу. И. П. Павловым окончательный вывод о механизме деятельности поджелудочной железы был сформулирован в 1897 г. так: «Нужно быть любителем очень натянутых догадок, чтобы и при этих фактах продолжать еще думать о другой связи кислоты с pancreas, кроме рефлекторной».

Однако через пять лет после этого английские физиологи Бейлис и Старлинг (1902 г.) показали, что настой из слизистой оболочки иссеченной двенадцатиперстной кишки, приготовленный на кислоте и затем ней-

трализованный, вызывает при внутривенном впрыскивании обильнейшее отделение поджелудочного сока — факт, явно свидетельствующий о существовании гуморального механизма управления поджелудочной железой. Бейлис и Старлинг выделили впоследствии из этих экстрактов вещество, которое они назвали секретином. И. П. Павлов, проверивший и подтвердивший данные Бейлиса и Старлинга, сразу же отказался от своего первоначального утверждения и признал двойственный механизм управления работой поджелудочной железы.

Английские авторы оказались более косными. Из факта существования гуморальной регуляции они сделали вывод об отсутствии механизма нервного и в течение многих лет упорно утверждали, что раздражение блуждающих нервов не сопровождается секрецией поджелудочного сока, основываясь на своих опытах, произведенных в условиях обычной вивисекционной методики. Только в 1912 г., когда им были демонстрированы данные И. П. Павлова Анрепом, они должны были признать бесспорность этих данных и согласились с тем, что отрицательный результат их опытов был вызван применением морфийного наркоза, парализующего секреторный эффект блуждающих нервов.

Следовательно, для поджелудочной железы, так же как для желудочных, должны быть признаны равноправными и равноценными два механизма — гуморальный (секретивный) и нервный, слагающийся из влияния секреторных и секреторно-задерживающих волокон.

11. В отношении деятельности печени и кишечных желез мы имеем в настоящее время твердо установленными только местные химические и механические моменты воздействия. Важнейшим агентом, определяющим размеры секреции желчи, является, по-видимому, сама желчь и именно желчнокислые соли.

В отношении кишечных желез мы наталкиваемся на полное отсутствие тех случаев влияния на расстоянии, которые являются столь характерными для управления всеми другими железами пищеварительного тракта. В случае кишечных желез мы обнаруживаем реакцию железистой ткани только на те раздражители — химические или механические, которые непосредственно воздействуют на данный участок кишечной трубки. Полное выключение нервной системы путем перерезки крупных нервных стволов (симпатических или блуждающих нервов или тех и других вместе) не сопровождается прекращением деятельности кишечных желез и способности их осуществлять те специальные ответные реакции на местное раздражение, которые характерны для нормальных желез. Денервация, так же как в случае слюнных желез, сопровождается паралитической секрецией. Денервированные железы в течение нескольких дней после перерезки нервов дают обильную непрерывную секрецию, и в дальнейшем хотя непрерывность секреции отсутствует, но денервированные железы характеризуются усиленной активностью, чрезвычайным повышением возбудимости в отношении местных раздражителей, легким возникновением секреции и затяжным ее периодом.

Савичу и Сощественскому удалось показать, что длительное раздражение блуждающих нервов, не отражаясь на количестве отделяющегося кишечного сока, ведет к повышению содержания в нем ферментов.

12. Сопоставление всех этих данных позволяет нам сделать следующее общее заключение. По мере того как мы спускаемся от слюнных желез к более глубоко расположенным железам пищеварительного тракта, мы находим все более и более примитивные и грубые отношения. Местные реакции, доминирующие в случае кишечных желез и управляемые исключительно тормозной нервной системой, сменяются более высоко

организованной работой желудочных и поджелудочной желез в ответ на отдаленные влияния, осуществляемые либо гуморальным, либо рефлекторным путем. В случае слюнных желез мы имеем, как уже сказано было, чрезвычайно точную реакцию на раздражители, осуществляемую исключительно под влиянием рефлекторных воздействий.

Следовательно, подобно тому как в случае мышц мы имеем постепенное совершенствование отдельных представителей мышечной ткани и переход от доминирующего влияния среды к подчинению специальной двигательной иннервации, так и в случае железистой ткани мы наблюдаем такой же постепенный переход от подчинения местным условиям и местным воздействиям к подчинению отдаленным воздействиям через посредство нервной системы. В процессе возникновения секреторной иннервации, так же как в процессе возникновения моторной иннервации, мы устанавливаем две фазы влияния: сначала торможение, угнетающее местную реакцию на химические раздражители, и затем появление специальных секреторных эффектов.

ЛЕКЦИЯ ОДИННАДЦАТАЯ

ИННЕРВАЦИЯ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

1. Вегетативная иннервация скелетной мускулатуры. Анатомические предпосылки. Исходные физиологические гипотезы. — *2.* Сравнение основных свойств гладкой, сердечной и скелетной мышц. — *3.* Автоматизм гладкой и сердечной мышц. — *4.* Отношение различных видов мышечной ткани к химическим раздражителям, в частности к холиновым производным и к никотину. — *5.* Параллелизм между развитием моторной иннервации и ослаблением реакции на ацетилхолин. Тономоторное действие сосудорасширителей (вюльпиан-гейденгайновский феномен). Тормозящее действие моторных нервов. — *6.* Теория раздельности мышечных аппаратов, осуществляющих тонус и тетаническое сокращение. — *7.* Гипотеза двойственности нервного прибора. Гипотеза де Бура о симпатическом происхождении тонуса. Критика этой теории. — *8.* Характер и значение вегетативной иннервации сердечной и гладкой мускулатуры. — *9.* Учение И. П. Павлова и Гаскелла о регуляции функциональных свойств сердечной мышцы. Учение И. П. Павлова о трофической иннервации.

1. Как вы знаете, мы в настоящее время обнаруживаем в скелетной мускулатуре двоякого рода иннервацию: с одной стороны, давно известную моторную иннервацию в виде толстых волокон с крупными концевыми приборами и, наряду с этим, акцессорную иннервацию в виде тонких волокон с очень мелкими нежными концевыми приборами. Гистологическая картина показывает, что область распространения этих акцессорных концевых приборов близко совпадает с областью распространения крупных концевых аппаратов, оба типа концевых аппаратов расположены в одной и той же части мышечного волокна, в непосредственном соседстве друг с другом.

Если обратиться к сердечной мускулатуре и к мускулатуре гладкой, то там мы находим только одного рода иннервацию, а именно иннервацию тонкими вегетативными волокнами.

Опыты с уоллеровским перерождением заставляют считать, что акцессорная иннервация скелетных мышц имеет совершенно иное происхождение, чем соматическая двигательная иннервация, так как выявляется раздельное перерождение или раздельное сохранение их. Эти данные заставляют думать, что акцессорная иннервация принадлежит вегетативной нервной системе. При этом она в подавляющем числе мышц относится к симпатической системе (Букке, Агдур).

Необходимо, однако, указать, что у анатомов и гистологов возникли серьезные противоречия в вопросе о природе акцессорных волокон. Точка

зрения Букке оспаривается многими, и в настоящее время вопрос является гораздо менее ясным для морфологов, чем для физиологов.

Объяснение роли акцессорной иннервации скелетных мышц представляет собою задачу, которая усиленно разрабатывается в течение двух последних десятилетий. Первая экспериментальная работа в этом направлении относится к 1913 г. Она исходит от голландского физиолога де Бура и составляет основу целого ряда исследований, которые были впоследствии произведены в европейских и американских лабораториях. Исследования моей лаборатории, направленные к разработке того же вопроса о роли акцессорных нервных волокон, основаны на совершенно ином исходном пункте и базируются на другой рабочей гипотезе, в силу чего вся экспериментальная разработка велась иным путем, чем в работах де Бура и его последователей.

Для того чтобы уяснить разницу наших взглядов и разницу толкования сплошь и рядом одних и тех же или родственных фактов, необходимо уяснить себе те исходные точки зрения, которыми мы руководствовались, те физиологические воззрения, которые мы приняли за основу попыток подойти к разрешению этих важных физиологических вопросов.

2. Вы знаете, что до последнего времени, в сущности, сравнительного изучения функций скелетной мускулатуры, мускулатуры гладкой и сердечной почти не существовало, т. е. оно существовало, но в совершенно определенной форме, а именно в форме противопоставления, с одной стороны, скелетной мускулатуры, а с другой стороны, сердечной мускулатуры. Их все время рассматривали как мышечные системы, диаметрально противоположные, отличающиеся всеми своими кардинальными свойствами. Считали, что те кардинальные свойства, которые характерны для скелетной мускулатуры, отсутствуют у сердечной и те кардинальные свойства, которые характерны для мускулатуры сердечной, отсутствуют у скелетной. Между тем в 1909—1910 гг. появилась обратная тенденция, тенденция усматривать черты сходства, а те отличия, которые прежде толковались как кардинальные, толковать как основанные только на частных особенностях той или иной мышечной ткани.

Я возьму для примера следующее. Основной исходной чертой деятельности возбудимых тканей, которая впервые явилась поводом для противопоставления, был закон «все или ничего». Уже давно было указано в отношении сердечной мышцы, что она подчиняется закону «все или ничего», т. е. у нее не обнаруживается какой-либо зависимости величины сокращения от силы примененного раздражения. Если вы применяете к мышце сердца сначала слабые, а потом все более и более возрастающие по силе раздражения, то вы сначала находитесь ниже порога раздражения, иначе говоря, раздражитель оказывается недостаточно сильным, для того чтобы вызвать эффект. Но в известный момент вы доходите до порога раздражения, попадаете на такую силу раздражения, которая должна привести и приводит сердечную мышцу в состояние возбуждения. Тогда мышца сразу дает максимальное сокращение. Если вместо этой пороговой силы применить следующую по силе ступень или еще третью или четвертую, то все равно сокращение будет получаться той же высоты и той же силы. Следовательно, сердечная мышца или не отвечает на раздражитель, если он недостаточно силен, или если он достаточно силен, то сразу отвечает полным максимальным эффектом.

Между тем относительно скелетной мышцы было известно, что она отвечает на пороговое раздражение едва заметным сокращением. Если вы постепенно усиливаете раздражитель, то получаете целый ряд ступеней, обнаруживаете определенную прямую зависимость между силой раздра-

жения и величиной получающегося эффекта. Вы постепенно доходите до максимального раздражения, за которым дальнейшее усиление ни к чему не ведет, потому что сила мышечного сокращения достигла предельной величины. Но в пределах от порога до максимальной величины вы имеете правильную зависимость между силой и эффектом. Эти явления толковались таким образом, что сердечная мышца подчинена закону «все или ничего», а скелетная мышца ему не подчиняется.

В настоящее время у очень большого числа физиологов имеется тенденция считать, что закон «все или ничего» является общим законом для всех возбудимых тканей и для скелетной мышцы в том числе и что если вы в известных пределах обнаруживаете зависимость между силой раздражения и величиной эффекта, то это объясняется только тем, что скелетная мышца представляет собою сложный комплекс, состоящий из большого числа разнообразных мышечных волокон, имеющих различные пороги раздражения; и когда мы постепенно усиливаем раздражитель, то вводим все новые и новые группы мышечных волокон, в силу чего сокращения становятся сильнее. Если бы мы работали с однородным изолированным волокном, то получили бы закон «все или ничего».

Таких примеров можно привести много. Теперь такие отличия трактуются как основанные на побочных явлениях. В основном сейчас существует тенденция рассматривать скелетную мышцу как известную ступень развития мышечной ткани, более высокую, более совершенную по сравнению с сердечной и гладкой мышцами.

Мне кажется правильным представление, что в процессе эволюции мы имеем целый ряд переходных форм, на одном конце или близко к одному концу которого стоит гладкая мускулатура, а в противоположном, наиболее совершенном, стоят скелетные мышцы. Следовательно, существует ряд переходных форм, которые количественно и качественно, может быть, друг от друга отличаются в силу того, что они еще сохранили некоторые признаки, некоторые свойства гладкой мускулатуры и приобрели некоторые свойства скелетной мускулатуры. Если внимательно разобраться в деятельности скелетной мускулатуры, то в ней можно найти ряд свойств, которые характерны для гладкой мускулатуры, и наоборот.

3. Какие же стороны дела нас должны интересовать сейчас, для того чтобы понять вопрос о роли акцессорной иннервации скелетной мускулатуры?

Прежде всего нас интересует вопрос об отношении к раздражителям, и именно качественная, а не количественная сторона дела. Какие раздражители могут вызвать сокращение скелетной мускулатуры? Вы знаете, что мы в общей физиологии возбудимых тканей различаем раздражители специфические и раздражители общие, такие, которые вызывают возбуждение в любой возбудимой ткани, в нервах, мышцах и т. д. Сюда мы относим электрические токи различной формы, сюда мы относим сильные механические раздражения, раздражения термические значительной интенсивности. Но наряду с этим мы усматриваем некоторые специальные раздражители.

Когда мы обращаемся к мышечной ткани, то оказывается, что для гладкой мускулатуры мы находим группы раздражителей, которые в скелетной мышце никаких видимых эффектов не вызывают. Сюда относятся некоторые химические агенты, нормально возникающие в организме и частично попадающие в общий ток крови. Под влиянием этих химических стимулов гладкая мускулатура и мускулатура сердца приходят в деятельное состояние, выполняют определенную работу, которую мы

обозначаем словами «автоматическая работа». Сюда относится автоматизм сердца, сюда относится автоматизм гладкой мускулатуры пищеварительного тракта, гладкой мускулатуры половых органов, кровеносных сосудов и т. п.

Все виды гладкой мускулатуры и сердечная мышца как раз приводятся в действие и координированы в своей деятельности влиянием той среды, в которой они живут, нормальная же скелетная мускулатура на химические влияния среды обычно не реагирует и никакого автоматизма не обнаруживает.

4. К числу химических агентов, которые вызывают сокращение гладкой мускулатуры и могут обусловить ее деятельное состояние, относятся между прочим холин и его производные (например, ацетилхолин). Вся гладкая мускулатура под влиянием ацетилхолина приходит в деятельное состояние. Как оказывается, сходное с этим ацетилхолином влияние оказывает на гладкую мускулатуру никотин, вызывающий такие же тонические сокращения гладкой мускулатуры. Если обратиться к поперечнополосатой мышечной ткани высших позвоночных, то тут мы обнаруживаем, что ацетилхолин и никотин индифферентны, никаких видимых сокращений не вызывают. Однако если мы перейдем от мышц млекопитающих к мышцам низших позвоночных животных, то обнаружим, что начиная от птиц и ниже по зоологической лестнице, у рептилий, амфибий и рыб, поперечнополосатая мышечная ткань сокращается под влиянием ацетилхолина и никотина. Далее, такую же способность сокращаться под влиянием ацетилхолина или других производных холина мы обнаруживаем в мышцах млекопитающих в эмбриональный период, в ранних стадиях эмбрионального развития.

Это заставляет думать, что действительно мы имеем какой-то постепенный переход, который обнаруживается и в филогенезе, и в онтогенезе, постепенный переход от представителей мышечной ткани типа нашей гладкой мускулатуры к представителям мышечной ткани, более высоко организованным, к которым относится наша скелетная мускулатура. Наша скелетная мускулатура, прежде чем достигнуть тех форм деятельности, которые характеризуют ее у взрослых высокоразвитых млекопитающих животных, проходит через различные ступени, проделывая серию превращений как в эмбриональной жизни, так и в процессе филогенеза, о чем мы можем судить по данным сравнительной физиологии и эмбриофизиологии.

Если мы у млекопитающих обнаруживаем такие отличия скелетной мускулатуры от низших представителей позвоночного царства, то, собственно говоря, нужно предполагать, что среди всей массы скелетной мускулатуры млекопитающих могут быть или должны быть отдельные представители мышечных волокон, которые в сравнительно большей степени сохранили остатки основных функциональных свойств примитивной мускулатуры, которые еще не достигли окончательной степени своего развития. Нужно думать, что и наша скелетная мускулатура тоже имеет такие отставшие в развитии волокна, которые будут отличаться от всей остальной массы скелетной мускулатуры. Такое предположение являлось естественным и напрашивалось само собой. Но до последнего времени данных для подтверждения этого не было. Только в 1931 г. появилась очень ценная, очень важная работа двух английских авторов (Дюк—Елдеров), которые совершенно случайно, занимаясь совершенно другими вопросами (именно вопросами внутриглазного давления), ходом работы были приведены к тому, что должны были оценить роль внешних мышц глазного яблока и натолкнулись на факт, непонятный для них сначала,

что глазные мышцы сокращаются под влиянием ацетилхолина. Исходя уже из этого факта и советуясь с авторитетами мышечной фармакологии и физиологии, они поняли, что это есть явление вполне естественное и вместе с тем имеющее исключительное значение. Оказалось, что поперечнополосатые мышцы глазного яблока, внешние глазные мышцы, по функциональным свойствам находятся еще на низком уровне развития и повторяют то отношение к ацетилхолину и никотину, которое характерно для мышц низших позвоночных животных и эмбрионов. С другой стороны, и в скелетной мускулатуре лягушек выделены два основных типа мышечных волокон: одни — дающие, как это раньше считалось общим правилом, тонические сокращения под влиянием ацетилхолина («тонические» волокна), и другие — не реагирующие на ацетилхолин («нетонические»). С нашей точки зрения, последние представляют собою более продвинувшийся в эволюционном процессе тип.

Волокна двух типов неравномерно распределены в отдельных мышцах: так, например, m. rectus abdomnis почти целиком состоит из «тонических», m. sartorius — исключительно из «нетонических», в m. gastrocnemius оба типа перемешаны друг с другом. Вполне мыслимо, что это разделение схематическое, а в действительности существует ряд переходных форм.

Для того чтобы пояснить эту картину, нужно еще добавить, что всякая мышца здорового взрослого млекопитающего может быть возвращена до известной степени к ранним формам мышечной ткани путем перерезки двигательных нервов. Если вы перережете, например, n. hypoglossus — двигательный нерв, иннервирующий мускулатуру языка, то через несколько дней после этого мышца обнаруживает новые свойства; она начинает сокращаться под влиянием ацетилхолина и никотина, т. е. обнаруживает то отношение к химическим агентам, которое является характерным для мышц низших позвоночных, для мышц эмбриональных и для гладкой мускулатуры.

Все эти данные заставляют нас действительно считать, что поперечнополосатая мускулатура не есть какой-то застывший в своем развитии или оторванный от своего прошлого аппарат. Мы имеем дело с определенной ступенью развития, совершенствования мышечной ткани. Мы наталкиваемся на участки, которые представляют собою определенные этапы развития, характеризующие собою приобретение новых свойств. Поперечнополосатые мышцы млекопитающих приобрели двигательную иннервацию в полной мере и в связи с этим потеряли способность реагировать на те химические агенты, которые могли действовать со стороны крови и вызывать в них автоматическую деятельность или по меньшей мере их временную деятельность, хотя бы под влиянием случайного поступления в кровь. Мы видим, что филогенетически более отсталые формы мышечной ткани характеризуются способностью реагировать на некоторые химические агенты и в связи с этим проявлять автоматическую деятельность. Эта автоматическая деятельность все больше и больше теряется, по мере того как возрастает моторная иннервация. Наряду с подчинением моторной иннервации мышцы сначала реагируют и на химические агенты, но скелетная мышца высокоразвитых животных проявляет деятельность уже исключительно под влиянием импульсов из центральной нервной системы. Такова картина постепенного развития мышечной ткани.

5. Спрашивается, какие есть основания утверждать, что существует такой параллелизм, что параллельно протекает, с одной стороны, потеря возбудимости в отношении химических раздражителей, а с другой стороны, развитие моторной иннервации?

Мы с 70-х годов прошлого столетия получили ряд важных фактов, о которых я должен упомянуть. Это так называемые псевдомоторные или тономоторные сокращения. Я только что говорил, что если перерезать моторный нерв у какой-нибудь поперечнополосатой мышцы, то через несколько дней мышца становится возбудимой в отношении ацетилхолина и никотина. В 70-х годах прошлого столетия было показано, что моторно-денервированная мышца приобретает способность сокращаться под влиянием сосудорасширяющих нервов. Например, если перерезать двигательный нерв языка — n. hypoglossus, то начиная с 5—6-го дня получаются тонические сокращения языка при раздражении n. lingualis. Это постепенно развивающееся, медленное сокращение. Оно не похоже на быстро развивающиеся сокращения, которые мы получим при раздражении моторного нерва — n. hypoglossus. То же было показано и на других мышцах. Через 5—6 дней после перерезки моторного нерва сосудорасширители приобретают способность вызывать при раздражении медленно развивающиеся тонические сокращения. Этому эффекту и было дано название псевдомоторного эффекта. В последнее время предпочитают название тономоторный эффект.

Что же является характерным для сосудорасширяющих нервов? В прошлой лекции мы говорили, что большинство авторов в настоящее время склоняется к тому взгляду, что при раздражении нервов вегетативной системы мы имеем дело с продуцированием на периферии веществ, похожих на ацетилхолин или на адреналин. В случае сосудорасширителей, так же как в случае тормозных нервов сердца, было показано, что они вызывают образование холиноподобного вещества. При этом около сосудистой стенки в окружающей ткани возникает вещество, похожее на ацетилхолин, которое дает повод к расширению сосудов (Дэл). Действительно, есть все основания думать, что это так. В последнее время тем же автором высказана точка зрения, что и тономоторное раздражение скелетных мышц является результатом того, что на месте продуцируются холиноподобные вещества, которые действуют на мышцы и дают тонические сокращения.

Для нас важно, что сосудорасширители вызывают сосудорасширяющие эффекты и в нормальной скелетной мышце. Раздражая сосудорасширители, мы получаем как нормальное явление только расширение сосудов. После перерезки нерва мы должны выждать несколько дней, чтобы ацетилхолин начал вызывать тоническое сокращение языка. В это же время и сосудорасширители начинают вызывать тонические сокращения. Оказывается, что мы можем пойти еще дальше. Мною и моими сотрудниками установлен в высшей степени важный факт. Мы производили перерезку моторного нерва и ожидали несколько дней, пока сосудорасширители начнут вызывать это тономоторное действие; убедившись в этом, мы производили раздражение периферического отрезка перерезанного моторного нерва, предположим, на 6—7—8-й день, т. е. в то время, когда моторный нерв был парализован и, в силу разобщения с центрами, не вызывал двигательных эффектов, однако и не потерял еще функциональных свойств; если мы его раздражали, то получали своеобразные эффекты: раздражение сосудорасширяющего нерва, производимое вслед за раздражением перерождающегося моторного нерва, не вызывало тонического сокращения. Под влиянием раздражения моторного нерва мускулатура теряет способность реагировать на ацетилхолин или на раздражение сосудорасширителей или реагирует на них ослабленным сокращением. По истечении некоторого времени вы снова пробуете раздражать сосудорасширители и опять получаете тономоторный эффект (Гинецин-

ский и Орбели). Мало того, оказывается, что если вы изо дня в день пробуете раздражение перерезанного моторного нерва, то вы, наконец, доходите до такого дня (это бывает на 9—10-й день), когда мышца не отвечает сокращением на раздражение моторного нерва. Моторный нерв как моторный перестал существовать, но он еще способен тормозить тономоторное действие сосудорасширителей. Через 11—12 дней после перерезки пропадает и эта способность.

Если вы перерезали моторный нерв и сшили концы его, то с течением времени произойдет процесс регенерации моторного нерва путем врастания из центрального отрезка новых осевых цилиндров. Следя за функциональной реституцией, вы через 26—28 дней после перерезки и сшивания можете получить торможение тономоторной реакции, и только еще через 2—3 дня восстанавливается способность вызывать двигательные эффекты (Гальперин и Орбели). Из этого ясно, что двигательные нервные волокна оказывают на мускулатуру двоякое влияние. Сначала они тормозят, ликвидируют или снижают способность мышцы отвечать на ацетилхолин и на раздражение сосудорасширяющих нервов и таким образом устраняют способность к автоматической деятельности и зависимость от среды. Вслед за этим они приобретают способность управлять этой мышцей.

Вот какова картина постепенного развития мышечной ткани. Как вы видите, описанная картина не является плодом досужих рассуждений и отвлеченных разглагольствований, а основана целиком на фактах сравнительной физиологии, на фактах эмбриологии и на фактах мышечной патологии.

Этот ряд явлений нужно держать твердо в памяти, для того чтобы с полной ясностью понять роль акцессорной иннервации скелетной мускулатуры. Этот ряд явлений чрезвычайно важен для понимания той точки зрения, которой придерживаюсь я лично и на которой основаны все работы, вышедшие из моей лаборатории. Тот частный факт, который я только что рассказывал, представляет собою только одно из звеньев в общей системе наших исследований, о которых речь ниже.

6. Группу явлений совершенно иного рода нужно иметь в виду, для того чтобы понять точку зрения другого автора — де Бура и его последователей. Вы знаете, что мы в нашей скелетной мускулатуре различаем две формы деятельности. С одной стороны, мы говорим о быстрых сокращениях, быстрых вздрагиваниях скелетной мышцы, которым мы даем название одиночных сокращений; мы говорим о быстрых тетанических сокращениях, которые представляют собою результат суммации одиночных сокращений. Все эти сокращения получаются при раздражении двигательного нерва и характеризуются тем, что тотчас за раздражением нерва мышца начинает сокращаться и тотчас после прекращения раздражения выходит из состояния сокращения. С другой стороны, мы говорим о тоническом сокращении мышцы, которое развивается медленно, постепенно достигает кульминационного пункта и надолго может быть удержано по прекращении раздражения.

У нормальных поперечнополосатых мышц позвоночных мы эти тонические сокращения видим, в сущности, только при том условии, что импульс идет из центральной нервной системы. Мы не знаем настоящих тонических сокращений здоровой нормальной скелетной мускулатуры позвоночных при периферическом раздражении нерва: мы до сих пор всегда получали и получаем те сокращения, которые носят характер тетануса, и только в виде отголосков можем наблюдать вслед за коротким вздрагиванием остаточную контрактуру.

При наличии центральной иннервации, когда мышца стоит в связи с центральной нервной системой, мы иногда обнаруживаем длительные состояния сокращения мышц, которые могут тянуться целыми минутами, десятками минут и сутками. В этих случаях мы говорим, что мышца, стоящая под нормальным контролем центральной нервной системы, всегда более или менее тонизирована, всегда имеет определенное состояние напряжения, которое постоянно в ней поддерживается.

Это обстоятельство заставило уже давно думать над тем, как осуществляются эти две формы сокращений. В 90-х годах прошлого столетия под влиянием работ Фано и Ботацци создалось представление, что во всяком мышечном волокне мы имеем два сократительных прибора. Один представлен фибриллами поперечнополосатой мышечной ткани, он является аппаратом, осуществляющим быстрые вздрагивания и, путем их суммирования, тетанусы. Другой представлен саркоплазмой, той полужидкой основой, в которую включены миофибриллы. Эта саркоплазма представляет собою нечто похожее на гладкие мышцы и может осуществлять особые медленные формы сокращений, которые должны лежать в основе мышечного тонуса. Следовательно, две формы мышечных сокращений оказываются, согласно теории Фано и Ботацци, разделенными между двумя анатомическими субстратами, двумя совершенно раздельными анатомическими аппаратами.

Я не буду касаться разбора этой теории, усматривающей необходимость признания двух анатомических субстратов для выполнения двух форм мышечных сокращений. Она высказана, и будем с нею считаться. Важно, что над этой теорией двойного механизма сокращений надстроена была другая теория — двойной иннервации. Встали на ту точку зрения, что моторная соматическая иннервация и иннервация симпатическая обслуживают два раздельных аппарата. От двух раздельных аппаратов для двух видов мышечных сокращений перешли к двум иннервационным приборам, которые раздельно должны приводить в деятельность эти два сократительных аппарата в мышце. Гипотеза сначала была предвосхищена и высказана Моссо, а затем де Бур попытался ее экспериментально подтвердить.

7. Де Бур исходил из следующего факта. Он перерезал у лягушки на одной стороне rami communicantes симпатической нервной системы, идущие к задней конечности, и получил понижение тонуса на этой конечности. Как он утверждает, понижение тонуса было настолько велико, что когда он после этого перестриг и моторный нерв, то дальнейшего понижения тонуса не было. Из этого де Бур сделал вывод, что тонус поперечнополосатой мышцы обусловлен деятельностью симпатической нервной системы и не имеет никакого отношения к моторной иннервации, а моторная иннервация обусловливает собою те быстрые вздрагивания и тетанические сокращения мышцы, которые к тонусу отношения не имеют.

Если дело обстоит так, как думает де Бур, мы должны получить два факта, два фактических положения. Во-первых, раздражение симпатических волокон должно дать тоническое сокращение, должно вызвать тоническую деятельность мускулатуры; во-вторых, после удаления симпатического нерва тонус должен выпасть совершенно и окончательно, не только временно, но раз навсегда, — до тех пор, пока симпатические волокна не будут регенерированы. Ни того, ни другого в действительности нет.

С 1913 г. и до сих пор десятки исследователей самых разнообразных школ, в самых разнообразных формах работы пытались путем раздражения n. sympathicus всякими способами — электрическими, химиче-

скими раздражениями — вызвать тонические сокращения и не получали никакого намека на тонические сокращения. И я, со своими сотрудниками, тоже неоднократно раздражал симпатический нерв и никогда тонических сокращений не видел, если не считать некоторых особенных случаев, которые объясняются совершенно иначе с той точки зрения, о которой я потом скажу. Полного выпадения тонуса после перерезки n. sympathicus тоже нет. Тонус бывает ослаблен, но не всегда: он может быть ослаблен и может быть не ослаблен. Бывают моменты, когда вы, наблюдая животное, у которого определенная конечность лишена симпатической иннервации, обнаруживаете понижение тонуса этой конечности, но в других случаях этой разницы не видите, а в третьих даже видите обратную картину — тонус выше на симпатикотомированной стороне. Никогда выпадение тонуса не является столь полным и совершенным, как при перерезке моторных нервов.

Следовательно, факты говорят о том, что толкование де Бура неприемлемо, и подходить к этому вопросу с точки зрения теории Ботацци о различных аппаратах для различных форм сокращения нельзя. Нельзя считать, что эти два мышечных аппарата находятся под контролем различных иннервационных аппаратов. Мы должны прийти к заключению, что все формы тонической деятельности, с которыми мы до настоящего времени знакомы, за исключением поздних контрактур парализованных мышц, обусловлены деятельностью соматической двигательной иннервации. Двигательная иннервация есть единственная иннервация, которая создает тонус. В патологических случаях мы можем иметь дело с контрактурами парализованных мышц. Эти контрактуры парализованных мышц, судя по всему, что получается при действии ацетилхолина, представляют собою результат местных химических действий тех или иных агентов, может быть, возникающих под влиянием чувствительных нервов, может быть, появляющихся из других источников. Это уже контрактуры, не связанные с центральной иннервацией, а связанные с местным изменением химизма или, вернее, с изменившейся реакцией на местную химическую среду. Что касается симпатических волокон, то нет основания утверждать, что они являются проводниками импульсов, вызывающих тонус.

8. Из моих слов вы могли бы сделать вывод, что я отрицаю роль симпатической нервной системы в осуществлении мышечного тонуса. Если вы меня так поймете, то это будет неверно, потому что никогда я этого не утверждал и не утверждаю, а, наоборот, считаю, что к осуществлению мышечного тонуса симпатическая иннервация имеет непосредственное и важное отношение. Она безусловно на тонусе сказывается, тонусом в известной мере управляет, но сама по себе, в одиночку, тонических сокращений не вызывает.

Я в своих рассуждениях, когда строил рабочую гипотезу и рисовал себе план экспериментальных исследований для выяснения роли симпатической нервной системы, исходил из других теоретических предпосылок, — из той предпосылки, что различные формы мышечной ткани представляют собою различные этапы развития одного и того же сократительного вещества, что в зависимости от усложнения отношений мышца приобретает новые функциональные свойства и до известной степени теряет старые функциональные свойства, а в связи с этим приобретает в конце концов как высшую форму развития истинную моторную иннервацию. Но из того факта, что мышца приобретает моторную иннервацию и освобождается от действия местных химических раздражителей, не следует, что она должна потерять ту форму иннервации, которая характерна

для ранних форм развития мышечной ткани. Вот моя основная исходная точка зрения.

Что представляет собою иннервация гладкой мышечной ткани или иннервация сердечной мышечной ткани? Это есть иннервация регулирующая. Мы знаем, что сердце работает автоматически, но под влиянием раздражения n. vagus и n. sympathicus этот автоматизм может быть изменен в ту или иную сторону. Мы хорошо знаем, что сердце человека и большинства млекопитающих работает не так часто, как это позволял бы автоматизм сердца, работает в пониженном темпе, потому что по блуждающему нерву из центральной нервной системы идут тормозные, задерживающие импульсы, которые делают сокращения более редкими и более слабыми. Если вы перережете оба блуждающих нерва, то наступает тахикардия. Раздражение симпатических нервов может заставить сердце работать чаще, чем это соответствует его автоматизму. В кишечной мускулатуре вы имеете в основном то же самое. Если вы путем перерезки и блуждающего и симпатического нервов денервируете кишечник (который, так же как сердце, может проделывать автоматическую деятельность и проделывает ее в физиологических условиях), то через несколько дней после денервации пищеварительный канал выполняет все моторные функции: он разгружает кишечник, разграничивает его сфинктерами на различные отделы, задерживает пищу большее или меньшее время в том или ином отделе — и все благополучно; если вы выпустите такой денервированный желудочно-кишечный тракт в водяную баню со стеклянными окнами, то вы увидите, что совершается правильная перистальтика, совершаются все характерные движения кишечника и желудка, которые известны из нормальной физиологии, имеет место определенное координирование движений. Иная картина получается, если вы перерезаете какой-нибудь вид иннервации изолированно. Если вы перерезали блуждающий нерв и оставили симпатическую иннервацию, то вы наблюдаете, что все движения пищеварительного тракта оказываются заторможенными, перистальтика ослаблена. Если вы перережете n. sympathicus и сохраните n. vagus, вы получаете расстройство обратного порядка — чрезвычайно бурную перистальтику, и пища выносится непереваренной из кишечного канала. Значит, мы имеем дело с иннервацией регулирующего порядка. Центральная нервная система может воздействовать на автоматически работающий мышечный прибор, заставляя его то усиливать, то ослаблять, то учащать, то замедлять сокращения. Это относится и к гладкой и к сердечной мускулатуре.

9. Мы в настоящее время уже не ограничиваемся тем, чтобы говорить о таких легко наблюдаемых, видимых эффектах, как замедление, учащение и т. д. В 1886 г. была опубликована работа И. П. Павлова, который высказал соображение, что симпатический нерв, иннервирующий сердце, не только вызывает учащение и усиление сердечной деятельности, но что за этим усилением сердечной деятельности кроется общее повышение всех жизненных свойств сердечной мышцы, что в симпатическом стволе проходят особенные волокна, которые повышают все жизненные свойства сердечной мышцы. Конечно, тут нет виталистических тенденций, а речь идет о способности сердечной мышцы отвечать на раздражения. Повышается возбудимость, повышается скорость осуществления мышечных сокращений, повышается скорость распространения импульса от одного отдела сердца к другому. Со стороны n. vagus мы получаем обратное — ослабление сокращений, ослабление реактивности на раздражитель.

Эта точка зрения в 1886 г. была высказана И. П. Павловым на основании изучения иннервации сердца собаки и в том же году в Кембридже

была высказана Гаскеллом на основании изучения сердца холоднокровных животных. Таким образом, впервые было создано представление о сердечных нервах как нервах, меняющих основные функциональные свойства сердечной мускулатуры. Как вы знаете, под влиянием этих взглядов Энгельман детально развил вопрос. Таким образом, мы получили массу новых фактов, которые потребовали для различных проявлений нервного воздействия на сердечную мышцу ряда специальных названий. Для изменения порога возбудимости, для повышения или понижения возбудимости Энгельман предложил обозначение «батмотропное влияние»; для влияния на скорость пробегания возбуждения по мышце он предложил название «дромотропное влияние»; для изменения силы сокращений — «инотропное»; для изменения ритма — «хронотропное»; для изменения тонуса — «тонотропное влияние». Каждое влияние может осуществляться в положительном или отрицательном направлении.

Это обстоятельство чрезвычайно важно. Сердце является автоматически работающим органом, органом, который прекрасно может работать, получая толчки от окружающей среды, от ее химических компонентов, но под влиянием нервов могут резко меняться основные функциональные свойства.

Значительно позже, в 1920 г., И. П. Павлов в одном из своих докладов высказал мысль, которая у него уже давно назревала и к которой он подобрал много фактов в течение всего своего лабораторного опыта, а именно, что в данном случае влияние вегетативных нервов на сердце нужно рассматривать как влияние трофическое. Он сделал на заседании в честь Нечаева доклад «О трофической иннервации», в котором утверждал, что наряду с другими нервными влияниями на различные органы мы должны допустить трофическое влияние, причем он различает влияния функциональное и трофическое. Под влиянием функциональным он понимает вызывание определенной деятельности в органе; под влиянием трофическим он понимает регуляцию интимных химических превращений и обмена материалами между тканью и окружающей средой. В этом смысле слова он понимает трофическую иннервацию.

Понятно, что это определение трофической иннервации нужно отличать от того определения, которое нами дается в обычной неврологической практике. Клиницисты говорят о трофических нервах, о трофических влияниях в тех случаях, когда при наличии или при отсутствии того или иного иннервационного прибора наступают так называемые трофические изменения; на каком-нибудь участке кожи начинает обедневать или разрастается роговой слой или дело доходит до глубоких изменений питания, ведущих к распаду тканей. Как вы знаете, большинство невропатологов приходит к тому заключению, что это трофическое влияние не требует действия специальных нервов, а является результатом нарушения действия или моторных, или чувствительных, или сосудодвигательных нервов.

И. П. Павлов подразумевает под трофикой другое. Он говорит, что это определенные нервные импульсы, которые ведут к регуляции интимного обмена веществ между тканью и окружающей средой. Образцовым примером такой трофической иннервации он считает иннервацию сердца. Он предусмотрел определенную зависимость между регуляцией обмена веществ и проявлением функциональной способности. Ясно, что тут речь идет о регуляции таких процессов, которые могут осуществляться и без участия нервов. Клетки животных, находясь в определенной среде, получают механические и термические воздействия и определенные ве-

щества, но интенсивность реакции, а также размеры и скорость обмена могут быть регулируемы со стороны нервной системы. Способность функционировать останется, если мы уберем все регулирующие нервы. Мы знаем, что можно пересечь все нервы, идущие к сердцу, и сердце будет свою работу выполнять и справляться со всевозможными сложными задачами, но, может быть, под влиянием каких-нибудь особо трудных условий оно выйдет из строя раньше, чем сердце, регулируемое со стороны центральной нервной системы. Чрезвычайно важно выяснить, имеют ли значение в развитии трофических нарушений эти специальные нервные влияния.

ЛЕКЦИЯ ДВЕНАДЦАТАЯ

СИМПАТИЧЕСКАЯ ИННЕРВАЦИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

1. Две основные гипотезы о влиянии симпатической нервной системы на скелетную мышцу. — *2.* Несоответствие фактов с теорией де Бура. — *3.* Основные приемы исследования для проверки гипотезы автора. — *4.* Влияние симпатических волокон на ход утомления мышцы (данные Гинецинского). Физиологический, а не физический характер явления. — *5.* Влияние симпатических волокон на порог возбудимости при непрямом раздражении мышцы (данные Стрельцова). — *6.* Подтверждение гипотезы, дальнейшие вопросы. — *7.* Влияние симпатических волокон на переход возбуждения с нерва на мышцу (Гинецинский). — *8.* Снятие курарного отравления (Стрельцов). — *9.* Влияние на хронаксию мышцы (супруги Лапик и Орбели). — *10.* Усиливающее влияние адреналина и симпатических волокон на тономоторные явления в языке (данные Орбели и Фидельгольца, Орбели и Гинецинского). — *11.* Тормозящее влияние двигательного нерва на тономоторный феномен (данные Орбели и Гинецинского).

1. Прошлый раз мы остановились на ознакомлении с двумя предположениями, которые легли в основу истолкования роли акцессорной симпатической иннервации скелетных мышц. Как вы помните, одно предположение, высказанное де Буром, базируется на использовании теории Ботацци о двоякой натуре мышечных сокращений и о двояком анатомическом субстрате, который обеспечивает две формы мышечных сокращений. По теории де Бура нужно было предполагать, что симпатическая иннервация управляет деятельностью саркоплазмы и выражается в выполнении тонических сокращений, тогда как двигательная, соматическая иннервация управляет фибриллярным аппаратом, деятельность которого обусловливает быстрые одиночные сокращения мышечного волокна и слагающиеся из них тетанусы.

Другое предположение, высказанное мною, заключается в том, что симпатическая иннервация скелетной мускулатуры — это иннервация, которая не вызывает ни той, ни другой функции мышцы, а является иннервацией адаптационной и трофической, т. е. управляет состоянием мышечной ткани и делает мышечную ткань более или менее подготовленной, более или менее выгодно поставленной для выполнения функций. Все формы функции мышечного волокна вызываются соматической иннервацией; независимо от того, осуществляется ли тонус за счет сокращений фибриллярного аппарата или за счет деятельности саркоплазмы, — все равно иннервация в обоих случаях моторная, двигательная, принадлежащая соматической системе, а n. sympathicus является регулятором общего состояния ткани и регулятором функциональных свойств. Как вы помните, я основывал свое предположение на том, что эволюционный ход развития мышечной ткани больше давал оснований для такого предположения, чем для допущения раздельной иннервации.

2. Теперь нам придется ознакомиться с тем фактическим материалом, который удалось собрать в отношении обеих точек зрения. Я уже прошлый раз указал вам, что теория де Бура требовала установления двух кардинальных фактов. Если тонус действительно обусловлен симпатической иннервацией и симпатическая иннервация есть аппарат, обусловливающий тонус, то устранение симпатической иннервации должно повести к полному исчезновению тонуса, а, с другой стороны, раздражение n. sympathicus должно давать тонические сокращения. Ни то, ни другое не оправдалось. Хотя уничтожение в каком-нибудь отделе мускулатуры симпатической иннервации сопровождается изменениями тонуса, в большинстве случаев в смысле понижения, уменьшения тонуса, но никогда не получается полного выпадения. Далее, эти изменения количественно очень различно выражены, и бывают моменты, когда после понижения тонус усиливается и может даже перейти в картину гипертонии, так что на симпатикотомированной стороне тонус временами оказывается выше, чем на стороне с сохраненной симпатической иннервацией. С другой стороны, не удалось получить и тонических сокращений при раздражении симпатических волокон. Следовательно, те основания, которые необходимы для точки зрения де Бура, отпадают и тот богатый фактический материал, который удалось собрать де Буру (а надо сказать, что он собрал очень богатый и ценный материал), должен быть подвергнут иному толкованию.

3. Сейчас я изложу те фактические данные, которые получены в наших лабораториях, и ознакомлю вас с той основной методикой, которой пользовались мы. Исходя из того предположения, что n. sympathicus играет, быть может, регулирующую роль в отношении скелетной мускулатуры, я прежде всего решил применить не метод выключения, которым преимущественно пользовался де Бур, а метод раздражения, по следующим основаниям. Если мы обратимся к иннервации сердечной мышцы со стороны симпатической системы, то мы обнаружим, что тонизированность самой симпатической системы в отношении сердечной мышцы обычно очень слабо выражена. Мы знаем хорошо, что n. vagus сильно тонизирован у большинства животных, а n. sympathicus мало тонизирован и что выключение симпатической системы на сердечной мышце обычно не отражается, никаких видимых нарушений не дает. Между тем мы знаем, что на определенные короткие промежутки времени симпатическая система может быть пущена в дело и пускается в дело под влиянием различных раздражений. Это ведет к резкому учащению и усилению сердечной деятельности. Следовательно, симпатическая иннервация не тонизированная и не обусловливающая длительного влияния на сердечную мышцу, а иннервация, которая в определенные моменты при определенных условиях пускается в ход и временно создает новые установки сердечной мышцы применительно к данным требованиям, к данным условиям. Естественно было думать, что нечто аналогичное может встречаться и в случае симпатической иннервации скелетных мышц.

Кроме того, раз речь идет об изменении функциональных свойств, то их гораздо лучше уловить при условии раздражения регулирующего прибора, чем при условии выпадения его. Отчасти я воспользовался этой методикой еще и потому, что непосредственно перед переходом к работе с симпатической иннервацией скелетных мышц мне и моим сотрудникам пришлось провести ряд работ, касавшихся иннервации сердца. Ряд деталей был добавлен к вопросу о роли симпатической иннервации сердечной мышцы, мы были в условиях полного овладения этим приемом воздействия на сердечную мышцу со стороны симпатической системы и оценки

функциональных свойств, и нам очень легко и естественно было перейти от одного мышечного органа к другому.

Под влиянием всех этих условий был выработан такой план. Прежде всего я решил испытать, не отразится ли кратковременное раздражение симпатических нервных волокон на тех мышечных сокращениях, которые вызываются раздражением двигательных нервов. В основном в течение всей последующей работы прием был именно такой, что раздражался двигательный нерв, оценивался размер сокращений, определялся порог раздражения и на известный промежуток времени прибавлялось раздражение симпатического нерва.

Для выполнения такого плана особенно удобным объектом является задняя конечность лягушки. Мускулатура задней конечности лягушки получает соматическую иннервацию, как вы знаете, из люмбо-сакрального сплетения (7—8—9-й спинальные нервы). Вместе с тем как раз 8-й и 9-й спинальные нервы не выносят из спинного мозга симпатических волокон. Последний нерв, по которому осуществляется выход симпатических волокон у лягушки, — это 7-й нерв. Да и он обычно не несет симпатических волокон к задней конечности, а выход симпатических волокон для нее имеет место от 3-го до 6-го сегмента. Если бы мы 7-й сегмент ликвидировали совсем путем выключения идущих от него волокон и взяли бы для раздражения 8-й и 9-й спинномозговые нервы, то мы получили бы нервный пучок, в котором проходит главная масса двигательных волокон для задней конечности и притом вся масса волокон для мышц голени. Вместе с тем в корешках этих нервов не содержится симпатических волокон. Раздражая люмбальную часть симпатического ствола в области 6-го или границы 6-го и 7-го симпатических узлов, мы имеем весь пучок симпатических волокон, который вышел из более антериорных сегментов и должен постганглионарно вступить по rami communicantes 8-го и 9-го нервов в заднюю конечность. Анатомические пути обособлены, и можно их раздельно раздражать без опасности вовлечения другого нерва (конечно, при умении пользоваться электрическим раздражением).

Лягушечьи мышцы представляют еще и другое преимущество. Когда мы работаем над симпатической нервной системой, то в первую очередь приходит и должна приходить в голову мысль о сосудодвигательной иннервации. Мы хорошо знаем, что тот же симпатический ствол несет к задней конечности и к другим частям тела сосудосуживающие волокна. Следовательно, раздражение n. sympathicus может вызвать такие резкие расстройства кровообращения, которые не могут пройти безнаказанно для деятельности скелетной мускулатуры. В случае холоднокровного животного мы бóльшую часть опытов всегда проводим на изолированной мышце, при полном отсутствии кровообращения; следовательно, вмешательство сосудодвигательных влияний отпадает.

Эти соображения были приняты во внимание, когда мы выбрали объектом для исследований заднюю конечность лягушки, и в частности мышцу, получающую моторные волокна из 8-го и 9-го спинальных нервов; для раздражения симпатических волокон раздражали ствол в области 6—7-го симпатических узлов после перерезки всех rami communicantes, кроме идущих к 8-му и 9-му нервам.

По первоначальному варианту я имел в виду начать с определения порога возбудимости и выяснить, не вызывает ли раздражение симпатического ствола изменений возбудимости нервно-мышечного прибора, о которых можно было бы судить по порогу раздражения. Надо сказать, что на первых порах этот план не привел к каким-нибудь определенным

результатам, и сначала результаты получались настолько неубедительные, что от этого варианта пришлось временно отказаться и обратиться к другому приему, который тоже с самого начала был намечен мною, именно к изучению влияния симпатического нерва на ход мышечного утомления.

4. В этом отношении первые положительные данные, совершенно убедительные, были получены моим сотрудником, в то время студентом Медицинского института, Гинецинским. После большого, упорного труда Гинецинскому удалось подыскать необходимой силы ток, необходимую форму и условия раздражения, для того чтобы влияние n. sympathicus на процесс мышечного сокращения обнаружить в отчетливой форме. Опыты ставились таким образом, что вся масса спинномозговых корешков нижней части спинного мозга — 8-го и 9-го нервов — накладывалась на одну пару электродов и к ним посылались ритмически индукционные удары от индуктория; таким образом мышца повторно проделывала сокращения, и на барабане получалась типическая запись кривой мышечного утомления.

Эта кривая мышечного утомления характеризуется, как известно, тем, что при нескольких первых сокращениях наблюдается нарастание высот сокращений, обнаруживается явление лестницы; затем кривая держится некоторое время на постоянном уровне; мышца начинает свои сокращения из вполне расслабленного состояния и, сокращаясь, поднимает груз на постоянную высоту; повторно получаются однообразные сокращения. Затем в скором времени начинается падение высот сокращений, и вместе с тем мышца все меньше и меньше расслабляется. С одной стороны, получается падение линии высот, а с другой стороны, повышение линии оснований.

Оказалось, что если довести мышцу до состояния явно выраженного утомления, когда кривая каждого отдельного сокращения понижена до половины или трети первоначальной высоты, и в это время присоединить раздражение n. sympathicus, то во многих случаях удается совершенно отчетливо видеть, как постепенно кривые отдельных сокращений становятся выше и выше и кривая утомления показывает новую волну повышенной деятельности. При сохранении постоянства силы и ритма раздражения двигательного нерва, утомленная мышца все-таки начинает давать хорошие отчетливые сокращения. Это повышение деятельности утомленной мышцы длится в течение некоторого времени, и потом снова развивается дальнейшая картина утомления (рис. 25).

При оценке этого явления надо иметь в виду следующее чрезвычайно важное обстоятельство. Оказалось, что всегда между началом раздражения n. sympathicus и началом эффекта проходит довольно значительный промежуток времени или, иначе говоря, эффект n. sympathicus имеет очень длинный скрытый период — явление, очень характерное для симпатической нервной системы вообще, в частности для симпатических волокон, управляющих сердечной мышцей. Эффект наступает не мгновенно, а после некоторого резко выраженного скрытого периода. Другое характерное явление — это то, что эффект развивается постепенно. Мышца постепенно усиливает сокращения, каждое последующее сокращение оказывается выше предыдущего, а иногда эффект достигает максимальной степени после окончания раздражения симпатического нерва. Третья характерная черта заключается в том, что эффект имеет очень длительное последействие. Вы получаете повышенную мышечную деятельность не только в тот период, когда у вас раздражается n. sympathicus, а еще некоторый промежуток времени после окончания раздражения.

Эти три характерные черты я подчеркиваю особенно, ввиду того что они показывают полную аналогию с тем, что мы имеем в отношении сердечной мышцы. Если вы на фоне нормального сердечного автоматизма будете раздражать симпатические нервные волокна, то вы получите повышение сердечных сокращений, которое наступает после некоторого скрытого периода, постепенно развивается и длится еще некоторое время по прекращении раздражения n. sympathicus. Но эти три характерные черты интересуют нас не только потому, что они показывают такую полную аналогию с влиянием на сердечную деятельность, но еще и потому, что они совершенно исключают возможность истолкования полученных эффектов как результатов физической ошибки. Дело в том, что когда вы

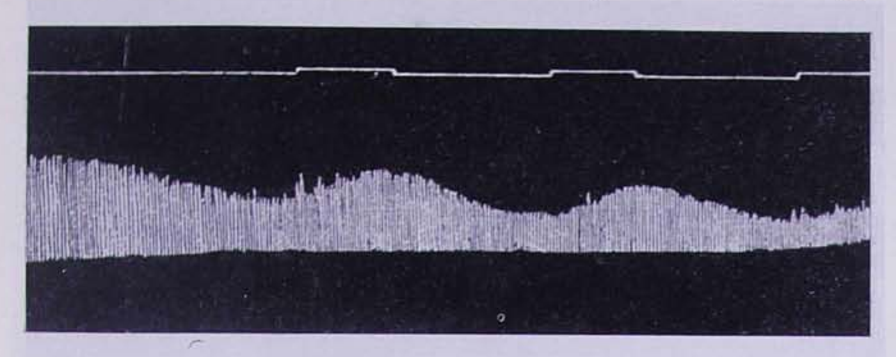


Рис. 25. Влияние раздражения симпатических волокон на ход утомления скелетной мышцы лягушки. (По Гинецинскому).

Сверху вниз: отметка раздражения n. sympathicus; запись сокращений m. gastrocnemius, вызванных раздражением передних корешков спинномозговых нервов одиночными индукционными ударами 30 раз в 1 минуту.

работаете с двумя небольшими участками нервных стволов, которые при этом еще скоро должны влиться в одно общее русло, и когда вы к этим двум нервным стволикам прикладываете две пары электродов, стоящих в цепи двух раздельных индукционных катушек, и посылаете электрическое раздражение в эти два нерва, то, конечно, создается масса опасностей в смысле и взаимного влияния одного раздражающего тока на другой и возможности рассеивания тока, предназначенного для одного нервного ствола, на другой нервный ствол (петли тока, униполярное действие). Это, конечно, должно быть принято во внимание, и должен быть всегда приложен максимум усилий, чтобы с этим делом справиться и не сделаться жертвой физической ошибки.

В этом отношении нами уже с самого начала был принят ряд мер, а затем в процессе работы приходилось прибегать к новым и новым усовершенствованиям и улучшениям методики для того, чтобы избежать влияния этих петель тока, избежать униполярного влияния и т. д.

Я не стану сейчас останавливаться на тех деталях методики, которые были нами применены и введены в работу, но только подчеркиваю одно, что все, что можно предпринять в смысле ограждения от ошибки, было предпринято, и мы можем с уверенностью сказать, что эти результаты не основаны на физической ошибке. Во всех тех случаях, когда вмешивается указанная физическая ошибка, — а она действительно вмешивалась сначала и мешала обнаружению истинных эффектов, — мы получаем совершенно иную картину: эффект наступает мгновенно и мгновенно же обрывается. Если мы путем включения второй цепи тока примешали

к одному раздражению петли от другого тока, вы получаете быстрый эффект, вы получаете результат такой, как будто вы усилили применяемое раздражение. Затем, этот эффект длится только в течение того промежутка времени, пока действует второй ток, являющийся усилителем раздражения. Как только вы прекратили это раздражение, вы получаете возврат к исходной величине сокращений или даже дальнейшее падение. Нет длинного скрытого периода, нет постепенного развития, нет длительного последействия. Все три характерные черты отсутствуют, и вся картина выглядит иначе. Это обстоятельство, конечно, в высшей степени важно.

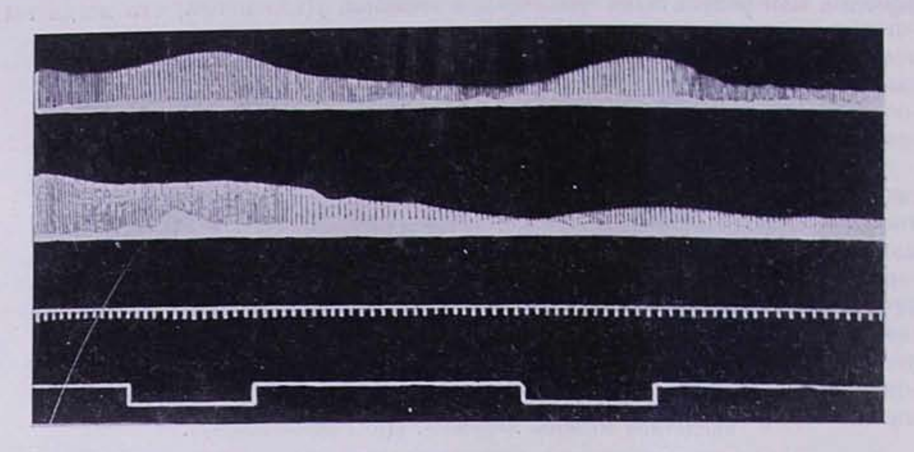


Рис. 26. Влияние симпатического нерва на скелетную мышцу на фоне прогрессирующей дегенерации моторного нерва. (По Худорожевой).

Сверху вниз — миограмма икроножной мышцы неоперированной, контрольной стороны; миограмма денервированной мышцы (через 5 дней после перерезки спинальных нервов); отметка раздражения двигательного нерва (ритм 30 раз в 1 минуту); отметка раздражения обоих симпатических стволов.

Данные Гинецинского подтверждены в настоящее время целым рядом работников как нашей лаборатории (Худорожева, Гершуни), так и других лабораторий (Некрасов, Tiegs, Boumann). Худорожевой удалось показать, что типичное влияние n. sympathicus оказывает на скелетную мышцу и на фоне прогрессирующей дегенерации моторного нерва до тех пор, пока еще существует способность моторного нерва вызывать сокращения мышцы (рис. 26). По мере развития дегенерации двигательных нервов, начиная с 8—9-го дня, эффекты n. sympathicus постепенно ослабевают, скрытый период удлиняется.

В опытах с утомлением Гинецинский, Гершуни и Худорожева обычно пользовались обескровленным нервно-мышечным препаратом лягушки.

Несколько позже Гинецинский, Нехорошев и Тетяева подыскали условия, при которых положительные влияния симпатической иннервации могли быть обнаружены и на мышцах млекопитающих при наличии кровоснабжения (рис. 27).

5. Вслед за работой Гинецинского в скором времени была осуществлена работа Стрельцова, намеченная по первоначальному плану и направленная на определение возбудимости нервно-мышечного прибора при помощи измерения порогов. Как я говорил, Гинецинскому, который этим вопросом занимался, вначале не удалось получить каких-нибудь отчетливых влияний на порог по целому ряду причин — в силу трудности

предмета, в силу незнакомства с необходимыми условиями работы. Но после первых положительных результатов в отношении утомленной мышцы методика была разработана, с предметом мы были знакомы больше, и Стрельцову, тогда студенту Военно-медицинской академии, удалось в ряде опытов показать, что раздражение n. sympathicus резко меняет возбудимость нервно-мышечного прибора. Стрельцов раздражал спинальные нервы в позвоночном канале, определял порог раздражения для них и присоединял раздражение симпатического ствола в люмбальной области. Опыты производились большей частью на обескровленной лягушечьей мышце, и сосудодвигательные явления не могли вмешиваться в результаты.

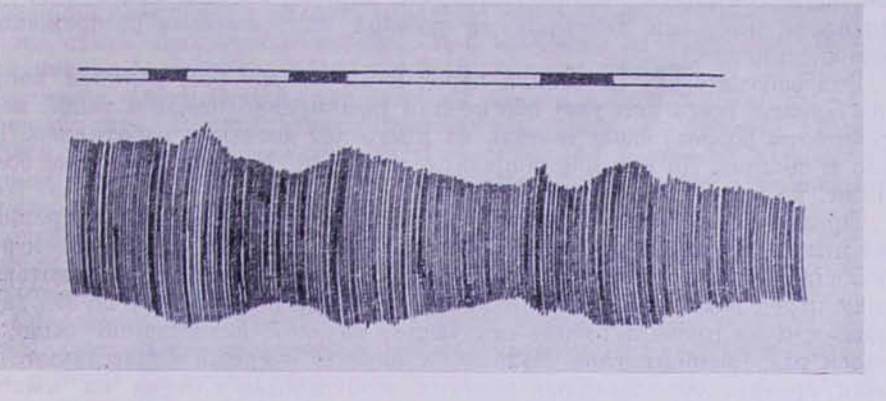


Рис. 27. Кривая утомления мышц собаки. (По Гинецинскому, Нехорошеву и Тетяевой).

Сигналы на верхней линии обозначают моменты тетанизации симпатических волокон.

Стрельцову удалось показать, что раздражение n. sympathicus ведет к изменению порога возбудимости. Особенно отчетливо это изменение порога возбудимости обнаруживалось в тех случаях, когда брали мышцу, поставленную в несколько неблагоприятные условия. Если брали абсолютно свежую мышцу, хорошо содержащуюся, хорошо промытую солевым рингеровским раствором, то эффекты бывали, но нерезкие, несильно выраженные. Если предварительно прибавляли к рингеровскому раствору небольшое количество хлоралгидрата и таким образом приводили мышцу в состояние некоторого отравления, создавали известную гиподинамию мышцы, то в этом случае n. sympathicus оказывал чрезвычайно резкое влияние. В 75% всех положительных случаев Стрельцов видел повышение возбудимости. Наряду с этим в большом проценте случаев, в 25 из 100 положительных случаев, он имел падение возбудимости. Дело шло таким образом, что под влиянием хлоралгидрата возбудимость постепенно падала, а после раздражения n. sympathicus эта возбудимость становилась временно выше или временно падала, даже пропадала совсем. Изменения возбудимости под влиянием n. sympathicus наступали не сразу, развивались постепенно, достигнув максимума, удерживались на нем еще некоторое время после прекращения раздражения. Затем наступал новый перелом, и возбудимость возвращалась к исходной величине.

Как Гинецинскому, так и Стрельцову удалось получать эти эффекты, раздражая n. sympathicus, повторно на одном и том же препарате. Можно

было несколько раз получить изменение возбудимости в ту или другую сторону или повышение сокращений утомленной мышцы на определенный период времени. Это свидетельствует о том, что мы имеем дело с истинным влиянием n. sympathicus на периферический нервно-мышечный прибор.

6. Эти данные, полученные двумя моими сотрудниками, заставили признать, что исходные предположения, исходная гипотеза были правильны: мы действительно при раздражении n. sympathicus никогда не видели непосредственного проявления деятельности мышцы, а видели всегда влияние на ту деятельность, которую вызывает раздражение двигательного нерва. Следовательно, мы должны приписывать n. sympathicus какую-то регуляторную функцию, способность вызывать какое-то изменение состояния мышцы или нерва, которое ведет к изменению деятельности, но сама деятельность должна быть вызвана раздражением моторного нерва.

Эти работы сразу поставили перед нами целый ряд важных вопросов. Прежде всего они уже обеспечили расширение плана в такой мере, что работы должно было хватить на много лет десяткам работников. Так дело и обстоит. До сих пор вопрос не исчерпан. Мы работаем уже более 10 лет, но материала всегда хватает.

Прежде всего встал вопрос такой: почему утомленная или отравленная мышца под влиянием n. sympathicus изменяет свое отношение к раздражению, действующему на двигательный нерв. Первый вопрос, который стоял перед нами, — что́ это: влияние на мышечную ткань, на нервную ткань или на промежуточное связующее начало? Естественно было заняться разрешением этого вопроса в первую очередь. Существуют две точки зрения, объясняющие переход возбуждения с нерва на мышцу. Одна точка зрения предполагает, что нервное и мышечное волокна связаны друг с другом посредством третьей субстанции, какого-то третьего спаивающего материала, который расположен в толще самой мышцы, а функционально должен рассматриваться как особая субстанция, как особое вещество. Этому промежуточному веществу дают различные названия: концевые приборы, рецептивная субстанция, спаивающее вещество — в зависимости от того, как люди представляют себе ближе эту спаивающую массу.

Другая точка зрения представляет дело иначе. Французский физиолог Лапик считает, что, кроме нервного и мышечного волокон, ни о чем говорить не приходится. Нервное волокно погружается в толщу мышечного волокна, и никакого третьего агента, третьего участника тут не имеется. Переход возбуждения с нерва на мышцу определяется тем, что нерв и мышца должны быть как бы одинаково настроены, должны обнаружить одинаковые временны́е отношения, должны иметь способность резонировать друг на друга, и мышца может прийти в сокращенное состояние под влиянием возбуждения нерва только в том случае, если временна́я характеристика ее совпадает с временно́й характеристикой нерва. Можно себе представить, что возбуждение n. sympathicus вызывает изменение нерва или мышцы, делает их более близкими по временно́й характеристике, и вы получите картину изохронии и улучшенные условия для перехода возбуждения. Что же показывают факты? Стрельцову и Гинецинскому удалось установить следующие важные факты.

7. Гинецинскому удалось показать, что если вы раздражаете попеременно то двигательный нерв, то саму мышцу, т. е. в альтернирующем порядке посылаете раздражение то к самой мышечной массе, то к нерву, вы получаете две кривых утомления, которые друг на друга наслоены.

Вы получаете чередование сокращений на прямое и непрямое раздражения. Если вы присоединяете раздражение n. sympathicus, то обнаруживается, что влияние на непрямую возбудимость резко выражено, а влияния на прямую возбудимость нет или почти нет.

Нужно себе представить, что при наступлении утомления в первую очередь затруднился переход возбуждения с нерва на мышцу, а n. sympathicus помог этому переходу возбуждения. Если вы непосредственно раздражаете саму мышцу, то влияние n. sympathicus очень мало сказывается или вовсе не сказывается. Все это вполне соответствует нашим представлениям. Уже давно было показано, что в первую очередь утомление наступает в переходной области, что нервное волокно практически неутомляемо. Затем показано, что мышца при прямом воздействии утомляется чрезвычайно медленно. Из этого был сделан вывод, что в первую очередь утомление наступает в области перехода возбуждения с нерва на мышцу. То же самое заключение должно быть выведено из факта, что латентный период мышечного сокращения в период утомления значительно удлиняется. Оказывается, что если вы наносите раздражение на двигательный нерв и определяете промежуток времени, который должен пройти до тех пор, пока мышца сократится, то в свежей мышце этот период короток, а по мере утомления мышца все позже и позже отвечает на раздражение. Когда изучили длительность латентного периода на отдельных частях нервно-мышечного прибора, то оказалось, что латентный период мышечного сокращения в период утомления значительно падает на переходную область (Wieser).

Следовательно, Гинецинскому удалось наткнуться на факт, что влияние n. sympathicus сказывается в первую очередь на переходе возбуждения с нерва на утомленную мышцу. Мы могли сделать предположение, что n. sympathicus вызывает какое-то изменение в самом мышечном волокне и тем помогает мышце принять возбуждение с нерва. Действительно, в одном случае Гинецинскому удалось видеть влияние n. sympathicus и при прямом раздражении. Позднее Синицин в лаборатории Нехорошева наблюдал повторно такое влияние при прямом раздражении.

8. Второе существенное обстоятельство было обнаружено в работе Стрельцова. После работы над мышцей, отравленной хлоралгидратом, Стрельцов стал работать над мышцей, отравленной маленькими дозами кураре. Кураре представляет собою яд, парализующий переход возбуждения с нерва на сократительное вещество. По общепринятым представлениям, речь идет о том, что кураре отравляет концевую пластинку или отравляет вставочную часть между нервом и мышцей, в силу чего нарушается передача возбуждения с нерва на мышцу. С точки зрения Лапика, речь идет о том, что кураре меняет временну́ю характеристику (хронаксию) мышцы, не изменяя или почти не изменяя временно́й характеристики нерва. В силу этого изохрония оказывается нарушенной, мышца теряет способность резонировать на возбуждение нерва, и передача нарушена.

Стрельцов применял очень слабые дозы кураре и улавливал тот момент, когда передача возбуждения только-только потеряна. В этот момент он производил раздражение n. sympathicus. Оказалось, что только что пропавшая передача возбуждения с нерва на мышцу восстанавливалась. Значит, кураризованная мышца возвращалась к нормальному состоянию. Потом опять наступала потеря проведения, опять удавалось повторно получить восстановление нормальной возбудимости нервно-мышечного прибора, вызвать путем раздражения симпатического ствола возможность перехода возбуждения с нерва на мышцу.

9. К этому я могу прибавить еще, что через несколько лет после получения этих первоначальных данных, которые относятся к 1923—1924 гг., уже в 1929 г., проездом через Париж, я имел возможность побывать в лаборатории Лапика, совместно с ним и m-me Лапик сделать несколько определений хронаксии мышцы и нерва. Оказалось, что действительно n. sympathicus очень резко изменяет хронаксию скелетной мышцы, почти не изменяя хронаксии нерва, причем это изменение хронаксии может наступить в умеренной степени в нормальной мышце и в очень резкой степени в кураризованной мышце. Оказалось, далее, что кураре меняет хронаксию в одну, а n. sympathicus — в другую сторону. Волохов и Гершуни обнаружили изменения хронаксии нерва и мышцы во время симпатического эффекта. Именно, оказалось, что в момент повышения работоспособности утомленной мышцы всегда имеет место укорочение хронаксии мышцы и большею частью (но не всегда) нерва. Укорочение хронаксии мышцы при раздражении симпатических путей может иметь место и без изменения механической реакции мышцы. Однако принимать предложенную Лапиком точку зрения вовсе не обязательно, потому что изменение хронаксии можно рассматривать как результат изменения мышечного вещества, а если есть вставочное вещество, то оно может претерпеть также известные изменения.

Я не останавливаюсь на какой-нибудь определенной точке зрения в вопросе о механизме перехода возбуждения. Для меня важно одно: n. sympathicus вызывает в мышечном веществе какие-то существенные сдвиги, которые тем или другим путем отражаются на переходе возбуждения с нерва на мышцу. В большинстве случаев речь идет о том, что n. sympathicus восстанавливает нормальную проводимость. При некоторых условиях он может путем тех же изменений вызвать обратную картину. Если хронаксия окажется резко измененной, то может наступить нарушение проводимости либо потому, что важная для этого механизма изохрония окажется нарушенной, либо потому, что всякое изменение хронаксии есть показатель изменения внутренних условий, а это может отразиться на переходной субстанции, если таковая существует.

А что такие изменения действительно имеют место при раздражении и выключении n. sympathicus, мы уже раньше знали на основании прямых опытов. Во-первых, независимо от меня Степанов на основании опытов с прижизненной окраской метиленовой синью пришел к заключению, что n. sympathicus управляет окислительными процессами в мышце. Затем в опытах с микрореспирометром Крога я обнаружил повышение поглощения кислорода изолированной мышцей лягушки при раздражении n. sympathicus. Наконец, Крестовников выявил влияние n. sympathicus на ход окислительных процессов при помощи тунберговского метода с измельченными мышцами. В работе Борсук, Вержбинской и других изучалось влияние раздражения n. sympathicus никотином (0.25%-й раствор на узлы симпатической цепочки одной стороны) на химический состав мышцы. Одностороннее раздражение n. sympathicus изучалось на фоне изометрической деятельности этой конечности.

Раздражение узлов симпатической цепочки за несколько минут до или во время двигательного раздражения в условиях опыта не оказывало влияния ни на величину произведенной работы, ни на накопление молочной кислоты, отнесенное к единице произведенной работы. Но несмотря на одинаковое накопление молочной кислоты в обеих сериях опытов (с раздражением n. sympathicus и без раздражения его), сдвиги pH в мышечном веществе обычно значительно меньше в опытах с раздражением n. sympathicus (и только

в некоторых случаях значительно больше, чем в опытах без раздражения его). Таким образом, забуференность мышцы под влиянием раздражения n. sympathicus повышена.

В отношении фосфорных соединений мышцы раздражение n. sympathicus дает отчетливый эффект на образование в мышце аденило-пирофосфата, которому приписывают теперь ведущую роль в ряду фосфорных соединений мышцы (Ломанн, Парнас). В симпатической серии опытов наблюдается накопление пирофосфата после работы мышцы, чего не наблюдается в опытах без раздражения n. sympathicus.[1]

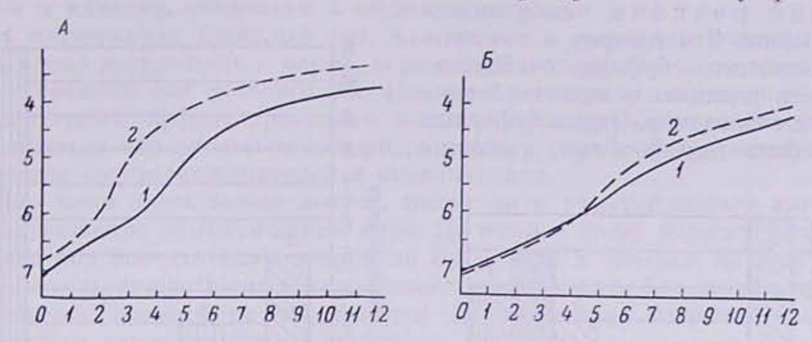


Рис. 28. Влияние раздражений симпатического нерва на буферные свойства мышцы. (По Крепсу и др.).

А — результат электрометрического титрования в покойной (1) и работающей (2) мышце, Б — то же после раздражения симпатикуса. *По оси абсцисс* — порции кислоты, *по оси ординат* — pH мышечного перфузата.

Приведенные данные хорошо согласуются с непосредственным изучением буферных свойств мышечного вещества. Рис. 28 дает типичный ход кривых потенциометрического титрования перфузионной жидкости, протекающей через мышцы, в опытах с раздражением и без раздражения n. sympathicus. На кривых видно, что при раздражении n. sympathicus мышечная работа дает гораздо меньший сдвиг в ходе кривой. Иными словами, возбуждение n. sympathicus повышает буферную емкость, повышает устойчивость физико-химического состояния мышцы.

Рис. 29 и 30 иллюстрируют это с другой стороны. На рис. 29 ось ординат указывает число опытов, в которых перелом кривой титрования в «рабочей» мышце происходит раньше или позже (т. е. после прибавления меньшего или большего количества кислоты), чем в симметричной покойной мышце. Отчетливая разница между обеими сериями опытов говорит о том, что в симпатической серии произведенная работа, а следовательно, и возникшая молочная кислота не вызывали более раннего перелома кривой титрования. Это означает, что в мышце экономнее расходуются или вновь возникают буферные

[1] По более поздним данным В. Н. Борсук, Н. А. Вержбинской, Е. М. Крепса и Н. И. Михельсон (1948, Физиол. журн. СССР, т. 34, № 1, стр. 71—72), то, что ранее определялось ими как пирофосфат, в действительности является аденозинотрифосфорной кислотой (АТФ). Таким образом, симпатическое влияние на химические процессы в мышце выражается в том, что, несмотря на производимую работу, количество АТФ может оставаться неизмененным, так как в балансе между ее распадом и ресинтезом перевес может оказаться на стороне ресинтеза. Следовательно, симпатическая иннервация оказывает прямое воздействие на ход химических процессов в мышце, что является одним из доказательств трофического характера влияния симпатической нервной системы. (*Ред.*).

вещества, не дающие перелому реакции сдвигаться после деятельности мышцы. Рис. 30 указывает, что в серии опытов без раздражения n. sympathicus перелом кривой титрования в работавшей мышце совершается в большинстве случаев при более щелочной реакции, чем в параллельной покойной мышце, что свидетельствует об истощении буферов, действующих в нормальной физиологической щелочной зоне (ортофосфаты, бикарбонаты, белки и др.).

В симпатической серии, во всех без исключения опытах, перелом кривой в работавшей мышце совершается при более кислой реакции, чем в покойной мышце. Это говорит о накоплении какого-то буфера, стабилизирующего реакцию в щелочной зоне кривых титрования. Этими буферами могут быть пирофосфаты, имеющие

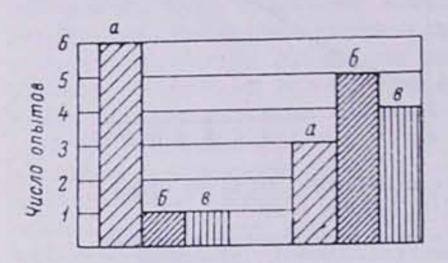


Рис. 29. Влияние симпатической иннервации на буферные свойства работающей мышцы. (По Крепсу и др.).

Слева — без раздражения, *справа* — при раздражении симпатического нерва. Количество опытов, в которых перелом кривой электрометрического титрования в перфузате работающей мышцы произошел раньше, чем в покойной (*а*), одновременно (*б*) и позже (*в*).

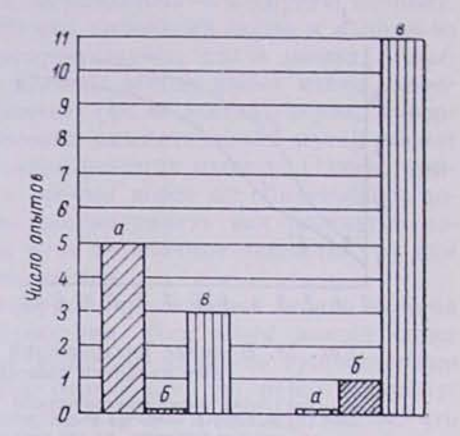


Рис. 30. Влияние симпатической иннервации на буферные свойства работающей мышцы. (По Крепсу и др.).

Количество опытов, в которых перелом кривой происходил при более щелочной среде (*а*), при той же реакции (*б*) и при более кислой реакции (*в*), чем в норме. Остальные обозначения те же, что на рис. 29.

как раз подходящую константу диссоциации (2.2×10^{-7}). Но с большой долей вероятия можно предположить, что раздражение n. sympathicus ведет и к изменению физико-химических свойств белков мышцы, что и приводит в значительной степени к описанному изменению буферных свойств.

Параллельно с этим Лебединским был установлен факт влияния симпатических волокон на электропроводность, а Лебединским и Н. И. Михельсон — на упруго-вязкие свойства мышц.

10. Вслед за получением первоначальных данных мы перенесли наше внимание на теплокровных животных и использовали ту особенную форму мышечных сокращений, о которых я вам докладывал в прошлый раз. Вы помните, я в прошлой лекции, излагая вопрос о функциональной эволюции мышечной ткани, указал вам, что перерезка двигательного нерва создает своеобразное состояние поперечнополосатой мышцы, которое характеризуется тем, что поперечнополосатая мышца начинает реагировать на раздражение сосудорасширяющего нерва развитием тонических сокращений, в то время как в нормальной мышце раздражение сосудорасширителей никаких видимых эффектов, кроме расширения сосудов и усиления тока крови, не имеет. Это явление впервые было описано

Вюльпианом. Вюльпиан производил перерезку n. hypoglossus и раздражал n. lingualis, чтобы получить сосудистый эффект. Он обнаружил, что раздражение n. lingualis вызывает медленные тонические сокращения мускулатуры языка — эффект, которого в норме не бывает. С течением времени это явление было обнаружено в отношении мускулатуры лица и верхней губы (Гейденгайн и Рогович); впоследствии Шеррингтон обнаружил аналогичные явления в отношении мышц конечностей. В мышце, потерявшей моторную иннервацию, появляется наряду с этим способность реагировать тоническими сокращениями на холин, ацетилхолин и никотин, введенные в общий ток крови.

Я подчеркивал прошлый раз, что из этого состояния мышца может быть снова возвращена к норме, если сшить моторный нерв и дать достаточно времени для регенерации. По мере регенерации моторного нерва, тономоторный эффект пропадает, мышца снова приобретает способность сокращаться под влиянием моторного нерва и перестает сокращаться под влиянием сосудорасширителей и ацетилхолина.

Для меня здесь важен вопрос, имеет ли к этому процессу какое-нибудь отношение симпатический нерв. До меня к этому вопросу уже обращались под впечатлением теории де Бура. Как я говорил, де Бур утверждал, что n. sympathicus обусловливает тонус мышц. Его теория привела к проверке вопроса, не связываются ли тонические сокращения с раздражением симпатических волокон.

Наиболее тщательная работа была проведена голландским физиологом Ван-Рийнберком, который показал, что, для того чтобы наступило это тономоторное явление, нужно перерезать моторный нерв, а перережете ли вы симпатические волокна и удалите симпатические узлы, относящиеся к данной области, или нет, — от этого дело не меняется. Этот факт был подтвержден и нами. Дальше Ван-Рийнберк показал, что раздражение n. sympathicus не ведет к наступлению этого феномена. Если перерезан моторный нерв, то раздражение симпатического нерва никаких сокращений не вызывает. Единственное исключение, как это уже раньше показал Рогович, дает мускулатура верхней губы, которая по n. sympathicus получает сосудорасширяющие волокна.

Эти факты мы можем также со своей стороны подтвердить. Но, с моей точки зрения, нужно было от n. sympathicus ожидать другого влияния. Я считал необходимым проверить, не окажет ли n. sympathicus и в отношении тономоторного эффекта со стороны n. lingualis на мускулатуру языка такого же влияния, как в отношении нормального двигательного нерва при нормальном состоянии мышечной ткани. Мне с моими сотрудниками удалось поставить опыты в этом направлении, и мы показали, что тонические сокращения, вызываемые раздражением n. lingualis после перерезки n. hypoglossus, могут быть увеличены, усилены при введении в кровь адреналина. Эта работа была проделана мною и студентом Фидельгольцем. Удалось показать и укорочение латентного периода, и усиление эффекта, и увеличение длительности сокращения.

Надо иметь в виду, что в составе периферического n. hypoglossus идут вместе моторный и симпатический пучки нервных волокон. Когда мы обычным порядком перерезаем на периферии n. hypoglossus, то пересекаются и те и другие нервы. Поэтому я и Тонких разработали такую технику высокой перерезки n. hypoglossus, при которой сохраняются нетронутыми симпатические волокна. В работе с Гинецинским я стал делать эту высокую перерезку n. hypoglossus: выключал моторный и сохранял симпатический компонент. При этих условиях оказалось, что если вы раздражаете n. lingualis, то получаете определенной степени

эффект. Если вы затем производите раздражение симпатического компонента, проходящего в n. hypoglossus, то этим создается новый фон, благодаря которому эффекты n. lingualis оказываются усиленными. При этом безразлично, будете ли вы раздражать ствол n. hypoglossus или шейный n. sympathicus, от которого идут туда симпатические волокна.

11. Мои работы с Гинецинским и с Фидельгольцем друг друга дополняют. Затем, ведя работу с Гинецинским же, мне удалось показать, что обратное влияние оказывает раздражение еще непереролсденных волокон двигательного нерва. Если вести опыт в первые дни (с 5-го по 10—11-й) после перерезки, когда еще перерождения моторного нерва не наступило,

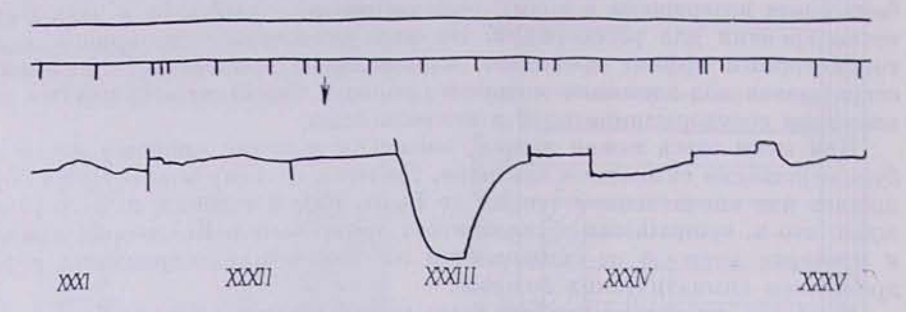


Рис. 31. Влияние йохимбина и адреналина на тономоторный эффект мышцы языка собаки. (По Гершуни и Орбели).

Почти полное отсутствие тономоторных влияний при раздражении n. lingualis (*XXXI*, *XXXII*) после введения йохимбина (2.5 мг на 1 кг). Восстановление тономоторного эффекта после введения адреналина (*XXXIII*). *Стрелка* — момент введения адреналина.

то раздражение именно моторного компонента вызывает ослабление тономоторного эффекта или даже полное его выключение. В известный период времени после перерезки моторного нерва мы получаем отношения, очень напоминающие те, которые мы имеем в нормальных условиях с сердцем. Мышца сердца работает автоматически — раздражение n. vagus дает тормозной эффект, раздражение n. sympathicus дает положительный эффект. Тут же раздражение сосудорасширителей вызывает тонические сокращения мышц, но, с другой стороны, эти сокращения могут быть ослаблены под влиянием моторного нерва и усилены под влиянием n. sympathicus.

Несколько позже я и Гершуни занялись выяснением отношения моторно-денервированной мышцы к йохимбину. Этот яд был для нас интересен с различных точек зрения. Во-первых, он является очень сильным сосудорасширяющим агентом, и важно было сравнить его действие с ацетилхолином и никотином. Во-вторых, он обладает способностью создавать астеническое состояние мышц лягушки, но не оказывает такого влияния на мышцы млекопитающих. Интересно было выяснить его влияние на тоническое сокращение моторно-денервированной мышцы, приближающейся по своим свойствам к мышцам низших позвоночных. В-третьих, йохимбин парализует симпатические окончания и видоизменяет некоторые эффекты адреналина. Важно было испытать тонотропное влияние адреналина и симпатических волокон на фоне йохимбина.

Оказалось, что, несмотря на сильное сосудорасширяющее действие, йохимбин никаких тономоторных явлений не вызывает. Йохимбин (в количестве 1—3 мг на 1 кг веса) вызывает ослабление и уменьшение длительности тономоторных эффектов в языке как при раздражении n. lin-

gualis, так и при введении никотина. Тономоторные эффекты, ослабленные йохимбином, вновь усиливаются и удлиняются при введении адреналина (рис. 31). Йохимбин устраняет вызываемое раздражением симпатических волокон усиление тономоторных эффектов.

ЛЕКЦИЯ ТРИНАДЦАТАЯ

СИМПАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА И АНИМАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ

1. Адаптационно-трофическое влияние симпатических волокон на скелетную мышцу. — *2.* Гипотеза о симпатической природе акцессорных волокон у рецепторных аппаратов. Гистологическое подтверждение Юрьевой. — *3.* Влияние раздражения симпатического ствола на спинальные рефлексы лягушки (Тонких). Симпатическая иннервация спинного мозга. — *4.* Симпатический механизм сеченовского торможения. — *5.* Симпатические волокна в задних корешках спинальных нервов. — *6.* Спинальные рефлексы у собак при односторонней симпатэктомии (данные Кунстман). — *7.* Влияние симпатического нерва на продолговатый мозг (Савич, Крестовников), на таламические центры (Стрельцов), на корковую деятельность (Асратян). — *8.* Возможные механизмы влияния симпатической нервной системы на центральную. Рефлекторный и автоматический способы вовлечения симпатической системы (Гинецинский, Гершуни, Раева, Худорожева, Василенко, Федотов, Волохов, Асратян, Воробьев). — *9.* Таламическая область как высший симпатический центр у млекопитающих и у лягушки (Кунстман). — *10.* Влияние таламической области на спинальные рефлексы у млекопитающих (Кунстман). — *11.* Влияние симпатической системы на мышечный тонус как результат ее влияния на различные отделы анимальной системы. — *12.* Некоторые формы патологического тонуса и участие в нем симпатической системы (Касумов). — *13.* Способы вовлечения n. sympathicus в управление тонусом — автоматизм, аксон-рефлексы. Анализ некоторых клинических симптомов с точки зрения учения об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы (висцерокутанные и висцеромоторные рефлексы, отраженные боли, зоны гиперэстезии и гиперальгезии, явления défense).

1. В прошлой лекции мы рассмотрели вопрос о влиянии симпатической нервной системы на скелетную мускулатуру, в частности затронули вопрос об отношении n. sympathicus к тономоторным явлениям, особым тоническим сокращениям в мышцах, которые наступают после перерезки моторного нерва, и выяснили, что в этом случае симпатическому нерву не принадлежит ни в какой мере тономоторное влияние, а исключительно влияние тонотропное: n. sympathicus только создает благоприятную почву для другого нерва — тономоторного, каковым в случае языка является n. lingualis. Во всех случаях вызывает тономоторное действие тот нерв, который содержит сосудорасширяющие волокна.

Благоприятная почва, создаваемая симпатическими волокнами, выявляется тем, что тономоторный эффект получается более сильным, с более коротким латентным периодом и носит более затяжной характер. Противоположное действие, как нам удалось показать, могут оказывать перерезанные, но еще не переродившиеся моторные волокна, если их раздражать перед раздражением сосудорасширителей.

Уже одно это обстоятельство показывает, что n. sympathicus несомненно имеет какое-то отношение к тонической деятельности. Но нельзя себе представлять это отношение так просто, так примитивно, как сделали это сначала де Бур, а впоследствии Гентер, которые хотели целиком приписать осуществление тонуса симпатическим волокнам.

Для того чтобы вполне выяснить роль n. sympathicus в тонической деятельности, в поддержании мышечного тонуса, необходимо этот вопрос о тонусе на некоторое время отложить и сначала рассмотреть наши данные, касающиеся влияния симпатической нервной системы на органы

чувств и на центральную нервную систему, потому что из совокупности всех этих влияний слагается в конце концов влияние n. sympathicus на тонус.

Мою точку зрения на роль n. sympathicus в деятельности скелетной мускулатуры, точку зрения, которая в достаточной степени оправдалась теперь экспериментальным материалом, можно, следовательно, характеризовать так, что n. sympathicus является носителем адаптационного и трофического влияния на скелетные мышцы, т. е., с одной стороны, он изменяет функциональные свойства мышечной ткани или, вернее, периферического нервно-мышечного прибора, а с другой стороны, вызывает в мышцах, в мышечной ткани очень существенные химические, физико-химические и чисто физические сдвиги, совокупность которых и должна характеризовать собою мышечную трофику. Итак, мы вправе утверждать, что n. sympathicus есть трофический нерв.

С моей точки зрения, так же как с точки зрения И. П. Павлова, впервые высказавшего это соображение относительно трофического действия нервов, нельзя эти два ряда явлений расчленять. Изменения функциональных свойств и изменения физико-химических свойств идут параллельно. Они интимно друг с другом связаны, и, следовательно, о каком-нибудь обособлении не может быть и речи.

Тот факт, что в случае скелетных мышц нам удалось со стороны n. sympathicus обнаружить адаптационно-трофическое влияние, побудил допустить такую же роль этого нерва в осуществлении адаптационных явлений в органах чувств. Это было совершенно естественно, потому что самый термин «адаптация» — изменение функциональных свойств — был заимствован мною из физиологии органов чувств. Наиболее разительные примеры адаптационных явлений мы встречаем именно в физиологии органов чувств, где в очень резких пределах может изменяться функциональная способность рецепторов под влиянием тех или иных внешних воздействий.

2. Принимая во внимание, что большинство рецепторов, а может быть, и все рецепторные аппараты обладают двойной иннервацией, как это твердо установлено гистологическими данными, я сделал предположение, что вторая, или акцессорная, иннервация органов чувств есть иннервация не центростремительная, а центробежная, может быть симпатического происхождения и, может быть, играющая адаптационно-трофическую роль в отношении рецепторов.

Эта вторая иннервация органов чувств очень тщательно и разносторонне была описана рядом гистологов. Тут идет речь об очень постоянных, почти всегда присутствующих тонких безмякотных или мякотных волокнах, которые сопровождают толстые волокна, являющиеся несомненно волокнами чувствительными. Эти вторые тонкие волокна, извиваясь около толстых мякотных волокон, внедряются в конце концов в толщу рецепторов и каким-то, более подробно еще не изученным, способом заканчиваются внутри рецепторных приборов. Таковы, например, волокна U и pg на рис. 32.

Я сделал предположение, что, во-первых, эти волокна, может быть, принадлежат симпатической системе, во-вторых, может быть, они проводят импульсы в центробежном направлении, и влияние их такое же, как на скелетную мускулатуру, т. е. адаптационное и трофическое.

Надо сказать, что соображения относительно симпатического происхождения этих волокон высказывались и раньше, но не было ясных, твердых доказательств. Очень видный специалист в этой области Букке, который описал акцессорные нервы скелетных мышц, не мог разрешить

этого вопроса окончательно. Он лично говорил мне, что, по имеющимся данным, можно толковать их как самостоятельные волокна, а может быть, они являются высоко отщепившимися коллатералями тех же мякотных волокон. Этот вопрос предстояло разрешить исключительно гистологическим путем. Нужно было выяснить, к какой системе принадлежат эти акцессорные волокна.

В этом отношении мною и профессором гистологии Мартыновым было предпринято специальное исследование. Мы организовали работу таким образом, что я оперировал несколько животных, из которых у одной части удалил верхний шейный симпатический узел, у другой части

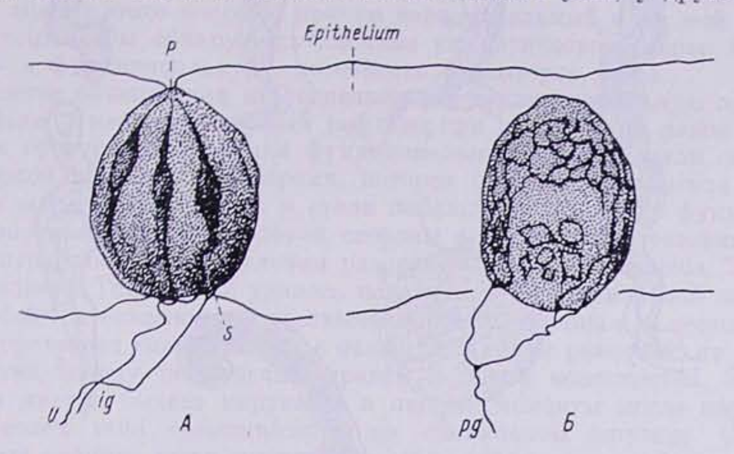


Рис. 32. Вкусовые луковицы на поперечном сечении эпителиального покрова у основания надгортанника собаки. (По Вильсону).

А — луковица с веретенообразными (*S*) клетками; *ig* — интралеммальное нервное волокно, вступающее в связь с веретенообразными клетками, *U* — тонкое варикозное волокно, проникающее в луковицу; *Б* — луковица, косо срезанная, с отсеченной областью porus (*P*); *pg* — нерв, образующий перилеммальное сплетение.

перерезал n. lingualis — чувствительный нерв языка. Затем под руководством Мартынова его сотрудница Юрьева выполнила гистологическое исследование слизистой оболочки языка.

Расчет был такой, что в одном случае — у группы собак, у которых был удален верхний шейный узел, — должны были на периферии переродиться все симпатические волокна, а при перерезке n. lingualis должны были переродиться те чувствительные волокна, которые направляются к рецепторным аппаратам слизистой оболочки. У обеих групп собак операции были произведены односторонне, и вторая сторона служила контролем. Во всех случаях гистологическое исследование было произведено так, что брались одинаковые кусочки с правой и левой стороны языка и одновременно одинаково обрабатывались, для того чтобы не допустить тех или иных различий в условиях обработки. Результаты, которые получила Юрьева, свелись к следующему. Оказалось, что у всех животных на контрольной стороне все нервные волокна были хорошо окрашены, т. е. и волокна основные (чувствительные), и волокна добавочные (рис. 33, *1—3*). На оперированной стороне налицо оказался только один род волокон. Именно там, где был удален верхний шейный узел, сохраненными оказались толстые чувствительные волокна, а акцессорных волокон не было (рис. 33, *8—10*). Там, где был перерезан n. lingualis, были налицо только акцессорные волокна (рис. 33, *4—6*). Из этого ясно,

что акцессорные волокна, по крайней мере часть их, имеют симпатическое происхождение. Их нельзя рассматривать, как высоко отщепившиеся коллатерали толстых волокон, потому что они должны были переродиться

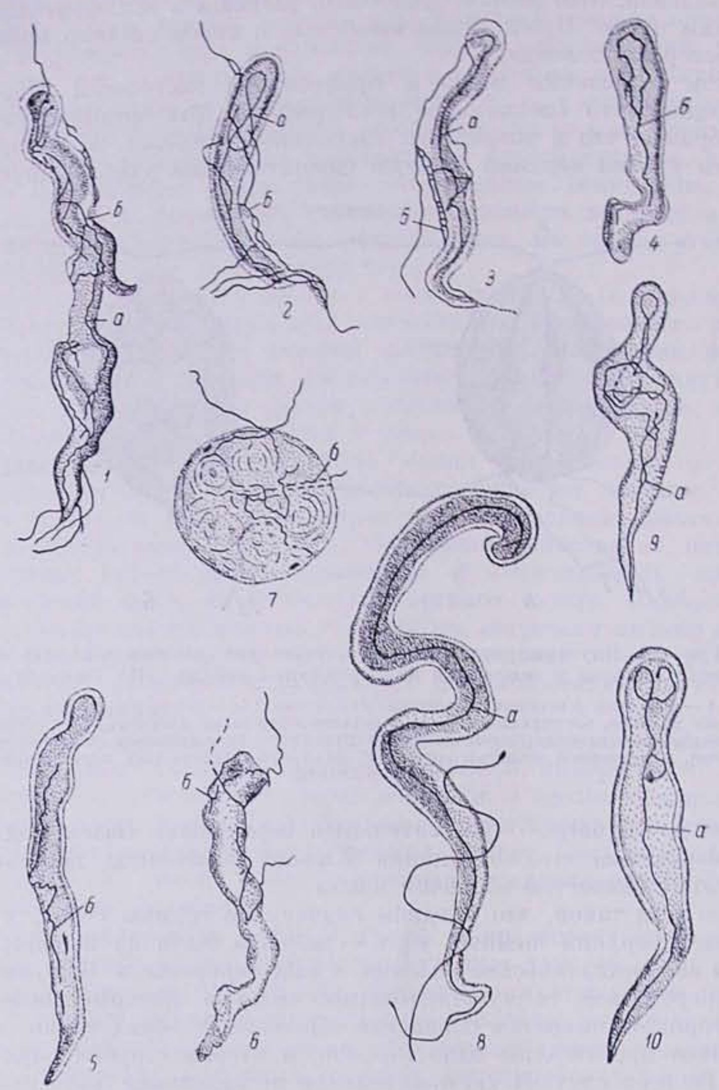


Рис. 33. Колбы Краузе из слизистой оболочки языка собаки. (По Юрьевой).

а — толстые, основные, б — тонкие, акцессорные (добавочные) волокна. 1—3 — хорошо окрашены и основные и добавочные волокна, 4—7 — окрашены только добавочные волокна, 8—10 — окрашены только основные волокна.

вместе с толстыми волокнами. Есть поэтому полное основание утверждать, что это волокна симпатического происхождения. Данные Юрьевой относятся к концевым колбам Краузе в языке собаки и несомненно свидетельствуют о том, что эти рецепторы, так же как, может быть, и некоторые другие, обладают акцессорной иннервацией симпатического происхождения.

К сожалению, для суммарного обозначения акцессорных волокон Юрьева и мы все пользовались названием «тимофеевские волокна», по имени автора, описавшего определенный вид тонких волокон, спирально оплетающих толстое волокно в крупных колбах Краузе в слизистой оболочке щеки кошки. По исследованиям Лаврентьева, эти «истинно тимофеевские волокна» перерождаются вместе с толстым волокном и не перерождаются при экстирпации симпатического узла. Это, конечно, отнюдь не умаляет значения данных Юрьевой и не исключает существования симпатических волокон у рецепторов.

3. Параллельно с этой гистологической работой мы начали физиологический анализ этого вопроса, причем первоначальный план мой заключался в том, чтобы обнаружить влияние симпатического нерва на деятельность и функциональную способность рецепторов кожи.

В качестве объекта для исследования мы взяли спинальную лягушку и наблюдали у нее сгибательный рефлекс при погружении лапок в кислоту. Как критерий для оценки функциональных свойств взяли скорость рефлекторной реакции, т. е. время, которое пройдет от момента погружения до вытягивания лапок, и стали наблюдать, как будут функционировать конечности правой и левой стороны в нормальных условиях, при условии перерезки и при условии раздражения n. sympathicus. Эта работа выполнена Тонких. Ей удалось показать, что у спинальной лягушки время рефлекса оказывается чрезвычайно симметричным и постоянным. Рефлекс протекает симметрично, с очень ничтожной разницей, не больше 1—2 секунд между рефлексами правой и левой конечностей. Это постоянство иногда бывает нарушено в первые моменты после перерезки симпатических rami communicantes на спинальной лягушке. Обыкновенно и эта разница тоже сглаживается или становится слабее выраженной. Но если вы на одной стороне перерезали все rami communicantes, а на другой стороне сохранили в целости весь симпатический прибор и, испытав несколько раз время рефлекса, начнете раздражать симпатический ствол, то вы получите очень существенные сдвиги во времени рефлекса.

Первоначально я рассчитывал на то, что если мы будем раздражать n. sympathicus на одной стороне, в то время как на другой стороне rami communicantes перерезаны, то мы окажем влияние на рецепторы кожи одной конечности и можем получить асимметрию — или ускорение, или запаздывание рефлекса, или изменение порогов на одной стороне тела. Но благодаря тому что мы начали не с определения порогов, а с измерения времени рефлексов, мы случайно наткнулись на чрезвычайно важный факт. Именно, оказалось, что хотя в небольшом проценте случаев действительно наступала резкая асимметрия, но в еще большем числе случаев наступало двустороннее изменение времени рефлекса. Это изменение было настолько резким как при одно-, так и двустороннем влиянии, что приписать его случайности было нельзя. Например, дело шло о таких сдвигах, как с 10—12 секунд на 60 и 80 секунд, или, наоборот, при очень медленно протекающем рефлексе наблюдалось падение с 60—80 секунд до 10—12.

Эффекты эти получались с равным успехом как при электрическом раздражении симпатической цепочки, так и при смазывании ее никотином (рис. 34). Следовательно, это не какое-нибудь изменение, которое лежит в пределах ошибки, а очень резкое, далеко выходящее за всякие возможные погрешности. Вместе с тем это изменение обратимое, потому что измененное время рефлекса охватывало ближайший период после раздражения n. sympathicus и затем выравнивалось.

Можно даже на одном и том же препарате 2—3 раза получить такие сдвиги.

Это обстоятельство оказалось чрезвычайно важным, потому что оно показало, что наш расчет был не вполне правилен. Мы думали, что, раздражая n. sympathicus на периферии, мы окажем воздействие только на рецепторные аппараты кожи, а оказалось, что мы воздействовали и на центральную нервную систему. Каким-то образом мы воздействовали

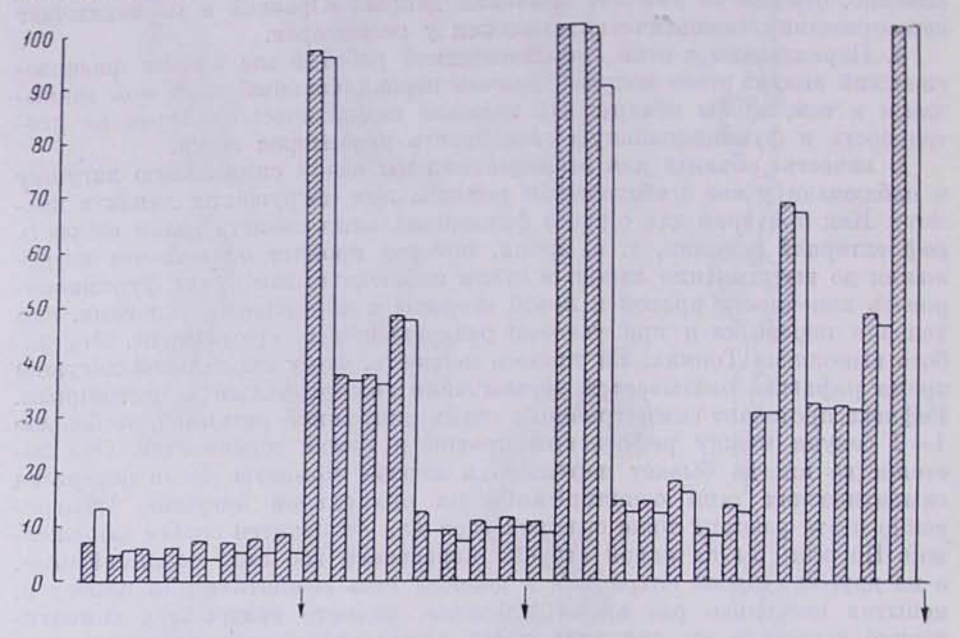


Рис. 34. Влияние n. sympathicus на спинальные рефлексы у лягушки (По Тонких).

Шкала — время рефлекса (Тюрка) в секундах. *Заштрихованные и светлые столбики* — правая и левая конечности. *Стрелки (слева направо)* — раздражение n. sympathicus (100 мм), смазывание симпатической цепочки никотином (0.1%-м), щипок (реакции нет).

на ту часть рефлекторного прибора, которая является общей для рефлексов обеих половин тела, а такой общей частью может быть только спинной мозг. Таким образом, мы обнаружили влияние симпатической нервной системы на центральную нервную систему.

Наряду с этим, как я говорил, в некотором, более ограниченном проценте случаев были такие же резкие сдвиги, но односторонние. Эти односторонние сдвиги можно толковать различно. Можно их толковать как влияние на одну половину спинного мозга, но можно понимать и как влияние на рецепторную систему или, наконец, и на то, и на другое.

4. С течением времени Тонких пришлось провести еще ряд работ, которые подтвердили первоначальные данные. Я уже имел случай говорить о значении симпатической нервной системы для сеченовского торможения. Именно в таламической области, в regio subthalamica, усматриваются высшие центры симпатической нервной системы. Было заподозрено, что оттуда по n. sympathicus осуществляется ряд влияний, и спинальные рефлексы были первым объектом, который исследовался в этом направлении. Действительно, факты показали, что после полного удале-

ния симпатической системы, полной перерезки всех без исключения rami communicantes на обеих сторонах, сеченовского торможения не получается. При этом интересно, что достаточно оставить один или два rami communicantes на той или иной стороне (конечно, в зоне выхода симпатических волокон из спинного мозга), чтобы сеченовское торможение в достаточно отчетливой форме было выявлено. При проверке этого факта чрезвычайно важно производить всякий раз анатомический контроль и убеждаться в том, что действительно все rami communicantes были перерезаны и что влияние таламической области через n. sympathicus на спинной мозг не могло осуществляться. Затем чрезвычайно важно подчеркнуть в данном случае, что Тонких удалось впоследствии проверить это же явление в перекрестном виде: сохранив n. sympathicus, перерезать спинной мозг на границе третьего и четвертого сегментов. При этих условиях сеченовское торможение оказывалось вполне отчетливо выраженным.

Следовательно, мы имеем теперь все основания утверждать, что не только n. sympathicus может оказывать влияние на спинной мозг, но что это влияние используется в организме путем центрального воздействия со стороны таламической области.

В дополнение к этим данным следует сказать еще следующее. Конечно, когда речь идет о таком влиянии, как торможение деятельности спинного мозга или частичное изменение функциональной способности всего спинного мозга, например при сеченовском торможении или при раздражении периферического n. sympathicus, первой мыслью является то, что это просто воздействие через изменение кровообращения. Нужно было этот вопрос выяснить. В этом отношении вопрос нами окончательно решен. Был проделан ряд опытов, в которых у лягушки иссекали сердце, выпускали всю кровь. На таком обескровленном препарате через 30—40 минут после прекращения кровообращения все явления выступают отчетливо: можно получить рефлекторную деятельность, хорошо сохраненную, а также и влияние раздражения n. sympathicus и таламической области. Таким образом, мы сумели показать, что, конечно, речь идет не о влиянии через изменение кровообращения, а о других влияниях. Сказать уверенно, каков механизм действия на спинной мозг, мы пока не можем, потому что у нас нет достаточных гистологических данных, которые помогли бы нам разобраться в этом вопросе.

5. В этом отношении известно следующее. Уже давно было обращено внимание на то, что в задних корешках наряду с чувствительными толстыми волокнами проходит группа тонких волокон, причем было обнаружено, что эти тонкие волокна имеют клеточные тела, свои трофические центры, не в спинальных ганглиях, а в симпатических узлах. Это факт давно известный и давно трактовавшийся в специальных работах по симпатической системе.

Первоначально был сделан вывод, что симпатические узлы являются также и чувствительными ганглиями и что n. sympathicus имеет свою афферентную систему. Это было высказано в 80—90-х годах прошлого столетия, но тогда же отвергнуто Гаскеллом.

Гаскелл стал на ту точку зрения, что это центробежные постганглионарные волокна, которые из симпатических узлов обычным порядком распространяются на периферию и, в частности, входят в составе задних корешков в спинномозговой канал, чтобы иннервировать кровеносные сосуды спинного мозга. Он их рассматривал как сосудосуживающие волокна спинномозговых оболочек. Этим как будто дело и закончилось, на этом и успокоились. Было показано, что они идут по задним корешкам согласно правилу, по которому все постганглионарные симпатические

волокна на периферии распространяются по ходу чувствительных волокон задних корешков.

Теперь можно себе дело представить таким образом, что эти волокна не только осуществляют сосудодвигательные импульсы, но иннервируют и другие образования, внедряются в толщу спинного мозга и либо иннервируют непосредственно клеточные нервные элементы, либо влияют на элементы невроглии, изменяют таким образом среду и вторично влияют на функциональные свойства нервных элементов. Для такого утверждения в настоящее время есть известные основания, потому что имеются в литературе работы Лемана, который проследил ход этих волокон в обе стороны на протяжении многих сегментов. По его описанию, эти волокна внедряются в толщу спинного мозга и заканчиваются около определенных групп клеточных элементов внутри серого вещества спинного мозга. Если это верно, то можно уверенно сказать, что эти волокна и обеспечивают прямое влияние на центральную систему.

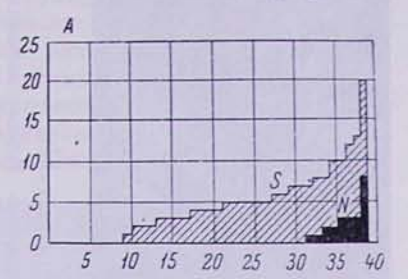
Есть еще иные возможности. Мы знаем, что мозговые оболочки не представляют собою просто оболочек, которые несут только покровную функцию. Мы теперь имеем основания думать, что они могут играть и известную инкреторную роль, выделять в спинномозговую жидкость какие-либо химические агенты. У лягушки мы имеем очень мощный известковый слой, который в различные времена года резко меняется по содержанию извести. Если бы мы допустили какое-нибудь влияние на этот прибор, хотя бы только уменьшение или увеличение содержания солей кальция в спинномозговой жидкости, то уже этого было бы достаточно, чтобы более или менее удовлетворительно объяснить наблюдавшиеся нами явления.

6. Вслед за первой основной работой Тонких относительно влияния n. sympathicus на центральную нервную систему нам удалось провести еще целый ряд работ и получить подтверждение со стороны других работников. Мы в настоящее время имеем уже следующий материал относительно влияния n. sympathicus на центральную нервную систему. Кунстман произвела ряд систематических работ, касающихся спинномозговых рефлексов у собаки. Работа велась не в форме острого, а в форме хронического опыта. Производилась односторонняя симпатэктомия у собак, и проводилось систематическое исследование рефлексов у оперированных и неоперированных собак. Кунстман удалось показать, что у нормальных животных наблюдается симметрия в рефлексах задних конечностей, симметрия, выражающаяся очень близкими порогами возбудимости для тепловых и электрических раздражений. Получается более или менее постоянный, более или менее равный эффект при нанесении раздражений равной силы. После односторонней симпатэктомии получаются резкие изменения. Они выражаются в том, что очень часто наблюдается большая разница порогов. Эта разница проявляется в подавляющем большинстве случаев и выражается в значительно большем расхождении порогов друг от друга (рис. 35), чем в норме. Далее, наблюдается разница в силе и распространенности двигательного эффекта. Всегда отмечается разница и в течении коленного рефлекса. Тут выступает одно чрезвычайно интересное явление, а именно нарушается способность рефлекторной дуги воспроизводить ритм раздражения. Если вы наносите раздражение в виде серии отдельных ударов по сухожилию, то у нормального животного можно обнаружить, что воспроизведение ритма раздражения может осуществляться в очень широких пределах. Нормальное животное в зависимости от периода своей жизни или при известных состояниях организма может воспроизвести 180 сокращений в минуту, если вы послали раздражение 180 раз. При 360 уже начинается трансформация

или неспособность следовать за ритмом, которая выражается в том, что у животного наблюдается тенденция сливать отдельные толчки друг с другом и в конце концов приводить конечность в тоническую экстензорную судорогу. Такое наступление экстензорного тонического рефлекса у нормального животного наблюдается обычно при очень частых ритмах раздражения.

Если вы имеете дело с животным, подвергнутым односторонней симпатэктомии, то наблюдаете наступление такой экстензорной контрактуры при сравнительно редких ритмах. В то время как нормальная конечность воспроизводит частый ритм, симпатэктомированная при сравнительно редких ритмах впадает в судорожное состояние (рис. 36). Как понять это явление — пока сказать трудно. Одно из возможных объяснений могло бы заключаться в том, что какая-то часть рефлекторной дуги до такой степени изменила время своего действия, что для полного осуществления рефлекторного цикла требуется относительно больший промежуток времени, чем в норме.

Следовательно, при сравнительно редких ритмах вы застаете рефлекторную дугу, освободившуюся от предшествующего раздражения и способную снова давать полное осуществление рефлекса. Если же ритмы сравнительно часты, то новое раздражение падает на конечность в то время, когда она еще не успела расслабиться, и наступает суперпозиция. Рефлекс переходит в тоническое сокращение, которое нужно рассматривать как подобие тетануса. Это объяснение напрашивается само собой и великолепно подходит к тому, что мы видим. Это сокращение может быть обусловлено или тем, что мышца производит более затяжные сокращения, и этим облегчается факт суперпозиции, или тем, что в спинном мозгу создается состояние длительного возбуждения.



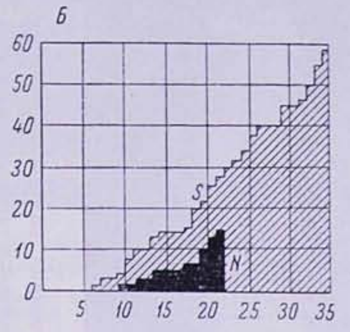


Рис. 35. Различие в порогах возбудимости для температурных (A) и электрических тетанизирующих раздражений ($Б$), наносимых на правую и левую конечности нормальной (N) собаки и собаки с односторонней симпатэктомией (S). (По Кунстман).

По оси абсцисс — число опытов, в которых наблюдалась та или иная разница; *по оси ординат*: для A — разница порогов в °С, для $Б$ — разница порогов в мм р. к.

Но можно себе представить дело и таким образом. Может быть, здесь вмешивается рефлекс с кожных рецепторов. Когда мы ударяем по коленным сухожилиям животного, мы раздражаем не только проприоцептивные аппараты сухожилия, но и тактильные аппараты кожных покровов. В норме, как мы знаем, раздражение, которое необходимо для вызова коленного рефлекса, недостаточно, чтобы вызвать кожный рефлекс. Мыслимо, что после симпатэктомии относительная роль возбуждения сухожильных и кожных рецепторов меняется, и это проявляется в форме нового тонического рефлекса, какого мы в норме не видели. Это есть результат комбинации сухожильного рефлекса с кожным рефлексом, внедрение кожного рефлекса (щекотного или другого характера) на фоне сухожильного рефлекса.

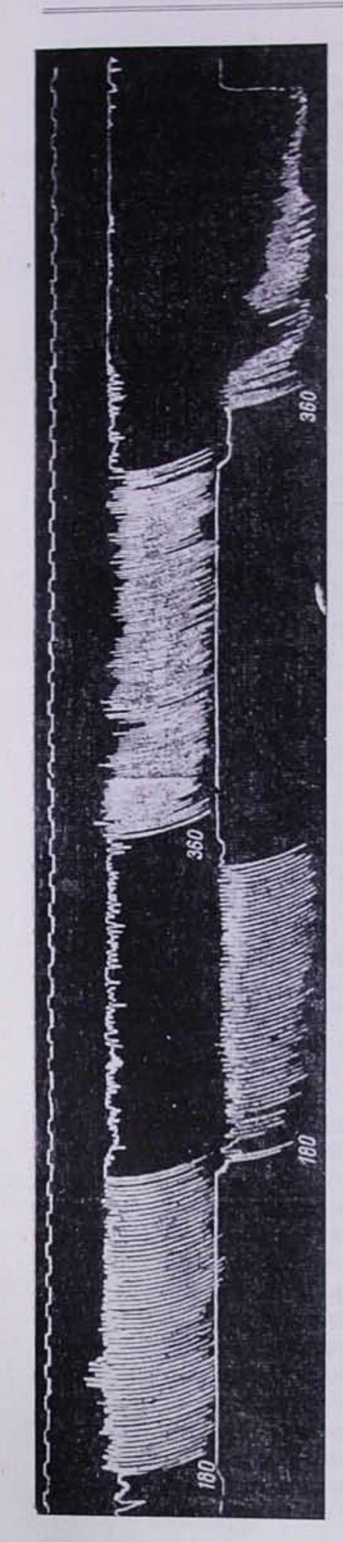


Рис. 36. Влияние симпатэктомии на протекание коленного рефлекса. (По Кунстман).

Сверху вниз — отметка раздражения, запись коленного рефлекса на контрольной и симпатэктомированной конечностях. Рефлекс вызывается ритмическими ударами по сухожилию с частотой 180 и 360 раз в 1 минуту.

Для такого объяснения есть следующие основания. Мы очень часто наблюдаем у животных, подвергшихся односторонней симпатэктомии, изменение рефлексов на волосковое раздражение. Так, например, если вы попробуете раздражать волоски между подушечками пальцев, то очень часто наблюдается резкая разница рефлекторной реакции на симпатэктомированной конечности по сравнению с контрольной конечностью. Можно себе представить, что и в области коленных сухожилий кожные тактильные рецепторы оказываются в состоянии более высокой возбудимости.

Есть еще одно основание. В лаборатории Карлсона в Чикаго Кунде натолкнулась на факт совершенно изолированный, мало сам по себе говорящий. Она его воспроизводила очень часто, описала, но он оставался несвязанным с другими явлениями. Для меня же он представляет большой интерес. Кунде обнаружила, что после односторонней симпатэктомии у кролика выступает ряд кожных рефлексов, которых она в норме не видела. При односторонней симпатэктомии вы на одной стороне получаете кожные рефлексы, а на другой стороне не можете их получить. Это показывает, что освобождаются какие-то рефлексы, у нормальных животных затушеванные под влиянием постоянных тонических воздействий симпатической нервной системы. Тогда можно себе представить, что и в нашем случае имеет место нечто аналогичное.

7. Интересны далее следующие формы, в которых удалось выявить влияние на центральную нервную систему со стороны симпатической. Савич и Крестовников произвели ряд наблюдений над сосудодвигательными рефлексами и обнаружили, что раздражение шейного симпатического нерва как-то своеобразно отражается на сосудодвигательном центре, меняет реакцию его на изменения кровяного давления. Вы все хорошо знаете, что внутри сосудистой системы мы имеем ряд специфических прессорецепторов, которые сигнализируют изменения кровяного давления. В результате этого

сердечная деятельность и состояние сосудистой стенки реагируют всякий раз, когда происходит повышение или понижение кровяного давления. Сосуды обнаруживают тенденцию на всякое понижение давления отвечать сужением, а на повышение давления — расширением, а сердечная деятельность на повышение давления — замедлением, на понижение его — учащением. Таким образом, поддерживается кровяное давление на известном уровне. Мы знаем, кроме того, что такие же рефлексы на кровеносную систему возникают со стороны легких. Всякое изменение состояния легких в смысле растяжения или спадения легочной ткани сопровождается рефлексом на сердечную деятельность и на сосудистую стенку, и в результате этого происходят колебания кровяного давления.

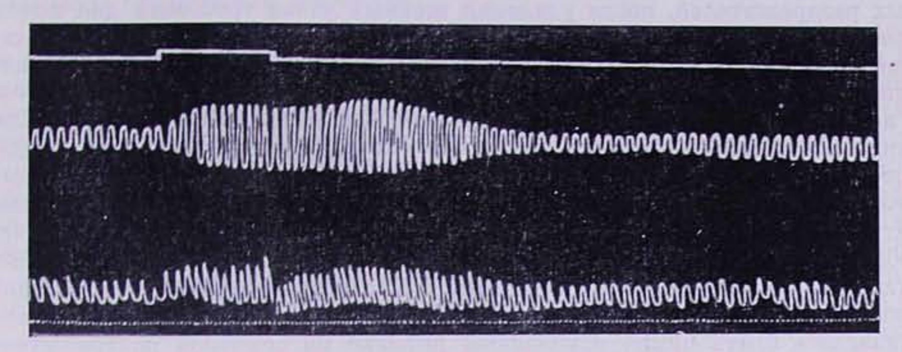


Рис. 37. Влияние раздражения симпатического нерва (правого) на дыхание у децеребрированной кошки. (По Крестовникову).

Сверху вниз — отметка раздражения нерва, пневмограмма, записанная через трахеальную канюлю, и пневмограмма, полученная при помощи пневмографа, привязанного в области живота.

Оказалось, что если вы производите раздражение шейного n. sympathicus (или действуете адреналином), то получается такое состояние сосудодвигательного центра, что, с одной стороны, кровяное давление устанавливается на новом уровне и, с другой стороны, сглаживаются дыхательные колебания. Эти факты были обнаружены Савичем и Крестовниковым при раздражении шейного n. sympathicus. Аналогичные явления были описаны иностранными авторами при применении адреналина. Недавно мне и А. А. Михельсон пришлось повторить эти опыты и тоже убедиться в том, что в результате раздражения шейного n. sympathicus дыхательные волны пропадают на известный период времени и совершенно отчетливо выступает переустановка кровяного давления на новый уровень.

Затем Крестовников по моему предложению испытал влияние шейного симпатического нерва на дыхательный центр и показал, что деятельность дыхательного центра резко меняется под влиянием этого нерва (рис. 37). Указания на это были уже раньше со стороны Камиса. Стрельцов в особой форме опытов убедился, что n. sympathicus влияет на таламическую область, т. е. на ту часть центральной нервной системы, из которой исходит само симпатическое влияние. Получается круговое влияние: гипоталамус через симпатические волокна влияет на все ткани и органы (в том числе и на гипоталамус).

Наконец, в работе Асратяна, выполненной также в моей лаборатории, было показано, что даже корковая деятельность, именно условнорефлекторная деятельность, находится под контролем симпатической нервной системы. Асратян выработал у собаки ряд условных рефлексов и дифференцировок к ним, а затем мы удалили оба шейных симпатических узла,

и животное было подвергнуто дальнейшим наблюдениям. Оказалось, что после удаления верхних шейных узлов все условные рефлексы были налицо, но произошли известные количественные изменения. Эти количественные изменения выразились в том, что все рефлексы были несколько снижены в своих размерах. Это приходится рассматривать как показатель понижения возбудимости коры. Кроме того, обнаружились признаки резкого превалирования тормозных процессов над процессами возбуждения. Баланс был нарушен и именно так, что торможение получило перевес по сравнению с возбуждением. В результате этого такие формы торможения, которые сглаживаются в норме через несколько минут, как например торможение после применения дифференцировочных раздражителей, после удаления шейных узлов требовали для исчезновения полутора или двух часов. Иногда в течение всего опытного дня животное не могло освободиться от торможения, которое было вызвано однократным применением отрицательного рефлекса. Таким образом, в целом ряде примеров удалось показать, что развилось резкое преобладание тормозного состояния над процессом возбуждения. Общее поведение животного стало таким, что резко увеличились периоды нормального физиологического сна. Животное стало более спокойным, менее активным. Затем, эта повышенная тормозимость сказалась, между прочим, в том, что собака, которая раньше при любой обстановке давала условный рефлекс, оказалась до такой степени тормозимой, что нам не удалось в аудитории продемонстрировать эти условные рефлексы: при виде публики собака отказалась брать пищу, и условный рефлекс на основной раздражитель не получился. Это все примеры того, что тормозные функции усилились по отношению к процессам возбуждения.

8. Конечно, я должен сделать ряд добавлений. Когда речь идет о влиянии симпатической системы на деятельность спинного мозга у лягушки, мы имеем возможность очень строго разграничить сосудодвигательные явления от остальных явлений. Но и там приходится выбирать между прямым влиянием на нервные элементы и влиянием на окружающие элементы, создающие среду для нервных клеток и нервных волокон. Сосудодвигательные явления как единственную причину эффектов мы можем прямо исключить. Когда речь идет об опыте на теплокровных животных, да еще в хронической обстановке, то нет возможности исключить сосудистые явления, и вполне вероятно, что известная доля тех фактов, о которых я сейчас говорил, разыгрывается за счет изменений кровообращения. Но если сопоставить все детали, которые приходится наблюдать, то нет возможности целиком отнести эти явления за счет сосудодвигательных, а значительная часть явлений должна быть приписана иным способам влияния n. sympathicus на центральную нервную систему. А таких способов можно себе представить несколько. Этот вопрос подлежит еще дальнейшей разработке.

Следующим очень важным моментом является вопрос о том, при каких условиях и как эта симпатическая иннервация рефлекторных дуг (мышц, центральной нервной системы, а по всей видимости, и рецепторов) приводится в действие. Тут возможны, конечно, два предположения. С одной стороны, естественно думать, что n. sympathicus вовлекается в действие рефлекторно под влиянием или тех же раздражителей, которые вызывают основной рефлекс, или сопутствующих им раздражителей. Иначе говоря, осуществляется параллельно второй рефлекс, вовлекающий симпатическую нервную систему и таким образом влияющий на управляемый рефлекторный акт. С другой стороны, можно думать, что центральные приборы симпатической системы вовлекаются в деятельность

автоматически, т. е. за счет химических агентов, циркулирующих в крови. Во всяком случае основное положение таково, что все нервные деятельности находятся под контролем симпатической системы и что, в сущности, между анимальной и, как мы ее привыкли понимать, вегетативной нервной системой уже нет такого расщепления, что это якобы две независимых, не влияющих друг на друга системы. Они в значительной степени переплетаются друг с другом не только морфологически, но и функционально, и анимальная деятельность находится в зависимости от симпатической и вообще от вегетативной системы и ею управляется. Эта вегетативная система в свою очередь также может быть пущена в ход рефлекторным порядком и притом теми же раздражителями, которые вызывают анимальные рефлексы.

Рефлекторное и автоматическое влияние мы можем представить себе за счет низших симпатических приборов в спинальной части мозга и за счет высших отделов, например таламических и гипоталамических центров и, наконец, еще более высоких корковых центров. Мы делаем попытку подвергнуть анализу все эти явления. В этом отношении нами уже получены интересные данные отчасти под влиянием работы Тонких с сеченовским торможением, отчасти же в связи с возникшей на эту тему полемикой. Беритов и его сотрудники пытались опровергнуть наше утверждение, что сеченовское торможение осуществляется за счет n. sympathicus, и приводили ряд возражений. В связи с этим мы произвели проверочные опыты, которые безусловно убеждают нас в правильности нашего взгляда. В качестве косвенного контроля мы попытались путем раздражения таламической области в той форме, как это делал Сеченов, выяснить значение ее для всех известных нам симпатических эффектов, в том числе и для тех, которые установлены нами вновь.

9. Учение о субталамических симпатических центрах возникло в применении к млекопитающим животным впервые в 1910 г., когда Карплюс и Крейдль обнаружили, что раздражение tuber cinereum сопровождается возникновением целого ряда симпатических эффектов (пиломоторные эффекты в коже, расширение зрачка, повышение кровяного давления и т. д.). С течением времени это учение было ими тщательно разработано. К аналогичным выводам пришел Кеннон, но на основании другой формы опыта. Он производил преталамическую и постталамическую перерезку. Оказалось, что вся та сложная картина аффектов, которая может выступить у животных, характеризуется обязательным наличием возбуждения симпатической системы и адреналового прибора и осуществляется лишь при наличии таламической области; при перерезке же постталамической, когда tuber cinereum оказывается удаленным, аффективная деятельность бывает в значительной степени ослаблена и даже практически отсутствует. Все это говорило о том, что regio subthalamica есть источник симпатических эффектов, симпатического воздействия на весь организм в целом.

Мы попытались это проверить в отношении лягушки. В настоящее время у нас имеется следующий материал. Во-первых, Гинецинский уже в ранних работах показал, что при таком процессе, как стрихнинная судорога, ход утомления скелетной мышцы в значительной степени определяется наличием или отсутствием симпатического компонента в нерве, т. е., если конечность оставить в связи с центральной нервной системой за счет одного моторного нерва или моторного нерва плюс n. sympathicus, получается различное течение стрихнинной судороги. Это было показано в одной из самых ранних работ Гинецинского. Тогда нам казалось возможным объяснить это дело влиянием на периферию, на мышцу. В на-

стоящее время нам приходится этот случай рассматривать как более сложный, в котором может быть замешано влияние и на центральную нервную систему.

Особенно интересной была следующая постановка опытов, где обе конечности моторно разобщались от центральной нервной системы и одна конечность оставалась в связи с центральной нервной системой за счет одних только симпатических волокон. Гинецинский поступал таким образом, что на одной стороне полностью перерезал все волокна, входящие в n. ischiadicus, и этим конечность совершенно разобщалась от центральной нервной системы. На другой стороне он оставлял связь только за счет одного n. sympathicus. На обеих сторонах, кроме того, перерезались все ткани бедра — кожа, мышцы, сосуды. Затем на периферические участки моторных нервов наносилась серия раздражений одиночными индукционными ударами, которые давали картину утомления, сначала симметрично протекавшего на двух конечностях. Во время такого опыта производилось отравление спинного мозга стрихнином путем нанесения его на мозг или просто впрыскивания под кожу туловища. Оказалось, что в то время, когда передняя половина тела впадала в судорожные стрихнинные припадки, изолированный m. gastrocnemius на той стороне, где симпатическая связь со спинным мозгом была сохранена, давал повышение высот сокращения, полную типичную симпатическую картину. В этом случае речь не могла идти ни о каких влияниях, кроме чисто симпатических, потому что и сосуды, и мышцы, и нервы, за исключением симпатических, были перерезаны. Таким образом было показано, что со стороны спинного мозга при стрихнинном отравлении могут идти импульсы к мышцам по n. sympathicus и вызывать типичный симпатический эффект.

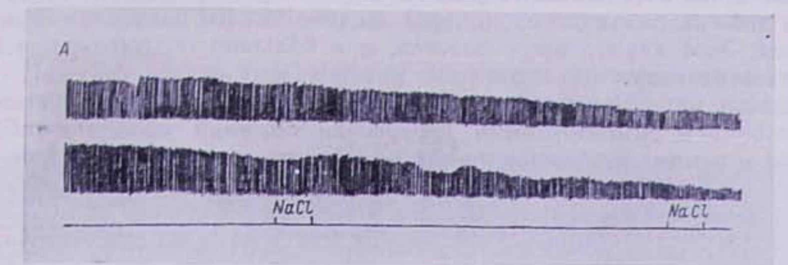
Несколько позже Гершуни проделал следующие интересные опыты. Он также разобщал конечности от центральной нервной системы — одну полностью, а другую оставлял в связи за счет одного только n. sympathicus и наносил кристалл поваренной соли на таламическую область. Оказалось, что это раздражение таламической области сопровождается повышением высот сокращения утомленной мышцы, т. е. симпатическим эффектом. Такое же повышение получалось при раздражении кожи (рис. 38).

Василенко изучал влияние раздражения таламической области на деятельность сердца лягушки и получил учащение и ускорение сердечной деятельности при раздражении таламической области, замедление и остановку сердечной деятельности при раздражении постталамической области. Худорожева исследовала влияние раздражения таламической области у лягушки на кожные сосуды и на пигментные клетки кожи. Она получила сужение кожных сосудов и сокращение пигментных клеток, т. е. симпатический эффект. Относительно пигментных клеток трудно сказать, есть ли это прямой эффект или вторичный ответ на сужение сосудов. Во всяком случае сужение сосудов есть симпатический эффект. Раева, работавшая с почечным кровообращением, наблюдала закрытие мальпигиевых клубочков при нанесении кристалла соли на таламическую область совершенно так, как при раздражении симпатических волокон. Федотов, а затем Волохов получили колебания кожных потенциалов и притом только на стороне с сохраненной симпатической иннервацией при наложении кристалла на таламус.

Чрезвычайный интерес представляют данные Воробьева, который обнаружил резкое изменение хронаксии двигательных нервов у лягушки при аноксемии — укорочение при малых степенях, удлинение при глубоких степенях. Дальнейший анализ показал, что эти изменения насту-

пают только при наличии таламической области и притом только при сохранности симпатических связей. При односторонней рамисекции эффект на соответствующей стороне выпадает, тогда как он хорошо выражен там, где перерезаны соматические волокна и сохранены симпатические пути.

Одним словом, все известные нам симпатические эффекты, касавшиеся как скелетных мышц, так и других органов, проверены, и оказывается, что во всех случаях раздражение таламической области лягушки кристал-



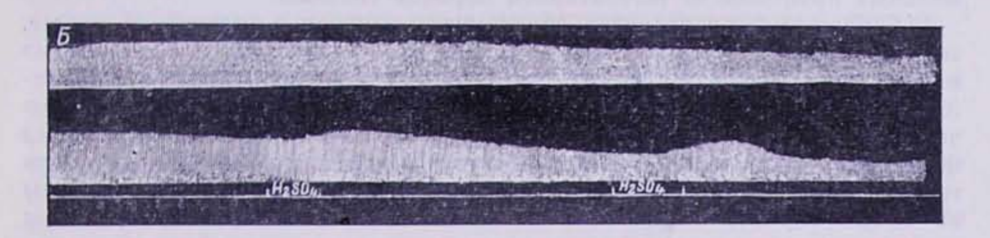


Рис. 38. Влияние раздражений промежуточного мозга на кривую утомления скелетной мышцы лягушки, связанной с центром только через симпатический нерв. (По Гершуни).

А — прямое раздражение промежуточного мозга наложением кристаллов NaCl, *Б* — рефлекторное раздражение промежуточного мозга, вызванное наложением на кожу бумажки, смоченной 1%-м раствором H_2SO_4. *Сверху вниз:* сокращения полностью денервированной мышцы (левой), сокращения мышцы с сохраненной симпатической иннервацией (правой), отметка нанесения NaCl и H_2SO_4. Сокращения m. gastrocnemius вызывались ритмическим раздражением обоих седалищных нервов на уровне бедра

лом поваренной соли сопровождается симпатическими эффектами. Мы вправе утверждать, что именно отсюда могут осуществляться и осуществляются регуляторные влияния на рефлекторную дугу.

10. Также и на теплокровных животных нам удалось проверить данные Карплюса и Крейдля относительно раздражения tuber cinereum. Действительно, получаются все типичные симпатические эффекты.

Еще раньше вместе с Кунстман мы провели ряд важных опытов. Мы производили на одной стороне симпатэктомию, затем перерезали спинной мозг на двух различных уровнях. В одних случаях уровень перерезки приходился ниже отхождения симпатических волокон, т. е. на уровне третьего люмбального сегмента; в этих случаях рефлекторная дуга задних конечностей оказывалась освобожденной от прямого влияния высших отделов центральной нервной системы, но оставалась под их контролем за счет одного только n. sympathicus. В других случаях мы перерезали спинной мозг на границе шейной и торакальной областей и

рефлекторная дуга задних конечностей оказывалась свободной от влияния головного мозга и от краниальных симпатических центров, но в зависимости от спинальных симпатических центров.

Оказалось, что все те явления асимметрии спинальных рефлексов, которые были раньше описаны Кунстман как результат односторонней симпатэктомии, распались на две группы: часть симпатических влияний осуществляется рефлекторно спинным мозгом за счет раздражения тех же рефлексогенных зон, которые участвуют в спинальном рефлексе, а известная часть исходит из головного мозга, осуществляется либо рефлекторно, либо автоматически, но через высшие отделы центральной нервной системы. Этот анализ продолжается, и в бо́льшие подробности я сейчас вдаваться не могу.

Дальше, мы с Кунстман осуществили следующую форму опыта: после односторонней симпатэктомии перерезали спинной мозг в люмбальной области и затем ввели через небольшое трепанационное отверстие шприцем раствор тетрагидро-β-нафтиламина в tuber cinereum. Мы выявили, что асимметрия временно сгладилась, очевидно потому, что введение тетрагидро-β-нафтиламина вызвало большую секрецию адреналина, который выровнял условия и устранил наличную асимметрию.

Все эти данные заставляют нас признать тесную зависимость анимальных процессов от вегетативной нервной системы.

11. Если мы теперь опять обратимся к вопросу о мышечном тонусе, то нам станет понятным, что пытаться объяснить роль n. sympathicus в мышечном тонусе только тем, что существуют саркоплазма и фибриллярный аппарат и что тонические сокращения вызываются n. sympathicus через саркоплазму, а тетанические сокращения — моторным нервом через фибриллярный аппарат, будет совершенно неправильно. Это будет очень грубый, односторонний подход к делу. Нужно также сказать, что мы не знаем случаев тонической деятельности нормальной мускулатуры позвоночных с нормальной иннервацией, которые можно было бы представить себе иначе, как тетанусы. Всякая нормальная тоническая деятельность в конце концов сводится к тетанусу. Основным признаком отличия тонической деятельности от тетанической считали до недавнего времени то, что тонические сокращения якобы не сопровождаются токами действия. В настоящее время показано, что во всех случаях физиологический тонус сопровождается колебаниями потенциалов, как это имеет место при всяком тетанусе. Анализ всех тех случаев тонической деятельности, о которых приходится говорить, показывает нам, что эта деятельность центрального происхождения. Мы не знаем ни одного случая тонической деятельности, который проявился бы без участия моторного нерва, не знаем ни одного случая тонической деятельности, который выпадал бы полностью при удалении n. sympathicus. Во всех случаях речь идет об особых формах деятельности, которая выполняется за счет моторной иннервации под центральным влиянием и выполняется теми же приборами, которыми осуществляются всякие другие мышечные сокращения. N. sympathicus может и должен оказывать очень разнообразное и многообразное влияние, потому что, как мы уже знаем, n. sympathicus облегчает условия распространения возбуждения с двигательного нерва на мышечное вещество, повышает высоты сокращений ослабленной, утомленной мышцы: он изменяет порог возбудимости нервно-мышечного прибора, находящегося в гиподинамическом состоянии под влиянием утомления или отравления, меняет хронаксию мышцы; он устраняет токсическое влияние кураре. Все это может выразиться в том, что те тетанические сокращения, которые мы рассматриваем как тоническую

деятельность, могут быть в значительной степени усилены. Можно подчеркнуть еще одну важную вещь. В одной из ранних работ Гинецинскому удалось обнаружить факт, впоследствии подтвердившийся в работе Ющенко и в работе Кунстман, что сила мышечных сокращений, напряжение, развиваемое мышцей, повышается и делается более стабильным, если предварительно раздражать n. sympathicus (рис. 39). Тогда мы можем себе представить такую картину: если мышца при определенных условиях затяжной тонической деятельности должна в силу утомления скоро сдать и ослабить свой тонус, n. sympathicus может опять поднять этот тонус. Это одна форма влияния. Еще сложнее дело в случаях тонуса патологического.

12. Под патологическим тонусом мы подразумеваем самые разнообразные случаи. Мы знаем, например, о позднем развитии контрактур

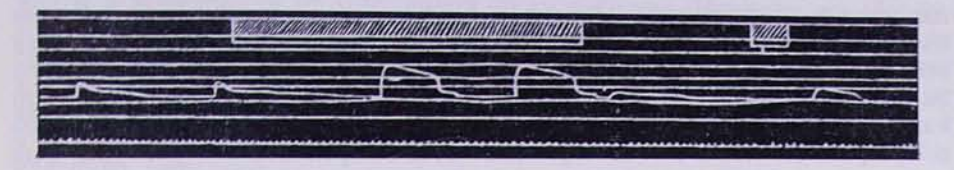


Рис. 39. Влияние предварительного раздражения симпатического нерва на силу мышечного сокращения. (По Гинецинскому).

Шесть изометрических 5-секундных тетанусов изолированной мышцы лягушки. 3-й и 4-й тетанусы происходят на фоне раздражения n. sympathicus (*заштрихованные участки*), 6-й — на фоне последействия от второго раздражения n. sympathicus.

в мышцах, которые лишились моторной иннервации. Мускулатура, потерявшая моторную иннервацию, подвергается атрофии, и в поздних стадиях этой атрофии наступает какое-то стягивание, стойкое укорочение мышц и развитие сильных, стойких, упорных контрактур. Эти стойкие контрактуры, как показывает опыт хирургов, иногда поддаются излечению путем симпатикотомии (будь то путем иссечения симпатических узлов, или рамисекции, или иссечения всей цепочки).

В чем тут дело? В последнее время в работе Касумова обнаружился очень важный факт, который наметился еще раньше в работе Кунстман и Шендерова. Мы перерезали у трех собак моторные (передние) корешки спинальных нервов L_4, L_5, L_6, L_7 и S_1, S_2 для обеих задних конечностей и на одной стороне, кроме того, иссекали симпатический ствол. В состоянии мышц обеих сторон в течение многих месяцев мы разницы не видели. Выполнение моторных функций мышцами конечности отсутствовало, затем мышцы начинали атрофироваться, развивалась реакция перерождения (исследована в работе Кунстман и Шендерова) и резкая атрофия мышц. Через 6, 7, 8 месяцев после перерезки моторных нервов начинали развиваться поздние контрактуры, которые выражались в том, что наступала экстензорная фиксация конечностей, до такой степени резко выраженная, что нельзя было согнуть конечности без риска порвать сухожилия или связки. Это мы наблюдали в работе Кунстман и Шендерова на одной собаке и в работе Касумова на трех собаках.

Оказалось, что эти контрактуры наступают не одновременно на двух конечностях. Именно у первой собаки мы наблюдали ее только на той стороне, где был сохранен n. sympathicus. На симпатэктомированной стороне мы этого явления не наблюдали. Животное погибло сравнительно рано от случайной причины. У второй собаки по истечении большого срока контрактура развилась и на симпатэктомированной стороне, но

месяцами тремя позже. У третьей собаки развилась на одной стороне, а на другой нет. Контрактура появилась опять-таки на той стороне, где был сохранен n. sympathicus.

Как было уже сказано выше, это явление можно объяснить следующим образом. Поздняя контрактура есть результат каких-то химических воздействий кровяной среды (или местно возникающих продуктов) на атрофированные или на свежевозникающие в процессе регенерации мышцы. Значит, нечто аналогичное тому, что мы имеем в тономоторных феноменах. Очень важно, что у всех этих четырех собак были сохранены задние корешки. Во всяком случае мы знаем, что ацетилхолин и другие вещества могут давать сокращения этих мышц. Будет ли этот ацетилхолин возникать на месте под влиянием корешков или приноситься из других источников, будет ли это какой-либо другой агент, во всяком случае можно себе представить такие контрактуры мышц. N. sympathicus является только нервом, создающим благоприятные условия для реакции мышцы на эти агенты, — он действует как тонотропный нерв. В пользу этого говорят и факты, которые наблюдал значительно раньше Стрельцов на мышцах лягушки. Под влиянием хлоралгидрата может развиться при известной дозе мышечная контрактура. И в этих случаях раздражение n. sympathicus облегчает наступление этой хлораловой контрактуры. Она наступает значительно раньше, чем на конечности, где n. sympathicus не подвергался раздражению. Иногда явления протекали так, что давали повод думать, будто n. sympathicus вызывает прямо тоническое сокращение.

В последнее время Стрельцов произвел очень важную работу, свидетельствующую о том, что те явления, которые лежат в основе мышечного окоченения и которые очень близки к тем процессам, которые связаны с развитием контрактур, тоже в значительной степени ускоряются симпатическим влиянием. Трупное окоченение может развиться в течение $1-1^1/_2$ часов, если в момент смерти животного было мимолетное кратковременное раздражение n. sympathicus, будь то раздражение цепочки n. sympathicus электрическим током или никотином, будь то раздражение таламической области солью при сохранности симпатической связи. Мы имеем все основания думать, что и в данном случае речь идет о так называемом тонотропном влиянии.

Так вот, с одной стороны, на периферии мы имеем уже тонотропное влияние n. sympathicus на развитие мышечных контрактур, а с другой стороны, — тонотропное влияние n. sympathicus и его адаптационное влияние на течение тетанусов. Наконец, третий ряд влияний на деятельности центрального порядка.

Тоническая деятельность в значительной степени определяется влиянием спинного мозга, а спинной мозг сам, как мы знаем, управляется n. sympathicus. Для того чтобы понять значение n. sympathicus для тонической деятельности, нельзя ограничиться влиянием n. sympathicus на мышцы, но нужно принять во внимание и влияние его на спинной мозг и на высшие отделы центральной нервной системы.

13. Последний момент, на который я считаю нужным обратить ваше внимание, это способы вовлечения n. sympathicus в управление тонусом. Тут нужно считаться с тем обстоятельством, что, с одной стороны, симпатические элементы стоят под контролем афферентных нервов, как я говорил выше, а с другой стороны, в симпатической системе в высокой степени развиты явления, протекающие по типу аксон-рефлексов. В настоящее время мы уже твердо знаем, что у большинства периферических симпатических клеток, клеток симпатических узлов аксон ветвится и дает

коллатерали, раскидывающиеся внутри своего метамера. Одна и та же симпатическая клетка может быть связана одной коллатералью с каким-нибудь внутренним органом или с сосудами внутренних органов, а другими коллатералями — с кожными рецепторами, сосудами и волосяными сумками, или с мышечными сосудами, или со скелетными мышцами, или с кожным покровом внутри данного метамера, или, наконец, с соответствующим сегментом спинного мозга. Мы знаем, что через эти коллатерали осуществляется значительное взаимодействие между внутренними органами и остальными частями тела.

Клиника показала впервые, что при раздражении внутренних органов какими-нибудь болезненными процессами могут выступать определенные патологические явления в форме зон гиперэстезии или гиперальгезии, в форме иррадиирующих болей, охватывающих всегда определенные сегменты в зависимости от того, какой орган поражен. Клиника же обнаружила, что в пораженных сегментах может иметь место резкий спазм сосудов, ведущий к побледнению кожи, может иметь место появление изменений кожи, например специфическая пигментация кожи, могут выступить пиломоторные эффекты. Это все эффекты симпатические, и в данном случае принято говорить, что имеют место те или иные висцерокутанные рефлексы.

Верноэ в лаборатории Крога показал, что эти висцерокутанные рефлексы являются аксон-рефлексами, что они бывают отчетливо выражены и после разрушения спинного мозга. Он это изучил специально на рыбах и показал, что электрическое раздражение различных внутренних органов может вызвать такие висцерокутанные рефлексы в различных метамерах кожной поверхности и, наоборот, раздражение кожи определенных метамеров сопровождается сосудосуживающими и моторными эффектами в определенных отрезках кишечной трубки и в других брюшных внутренностях.

Клиника учит нас, что наряду с этими висцерокутанными рефлексами имеют место висцеромоторные рефлексы, являющиеся истинными спинномозговыми рефлексами. Эти висцеромоторные рефлексы тоже имеют своеобразный характер. Вы получаете тоническое сокращение мускулатуры только одного сегмента или двух сегментов в зависимости от размеров поражения органа. Это тоническое сокращение мускулатуры может длиться часами, сутками, неделями, принимая характер защитных явлений, явлений défense. В зависимости от того, поражен ли парный или непарный орган, сокращение охватывает одну или обе стороны метамера.

Чрезвычайно важен вопрос, каким образом может получиться, что скелетная мускулатура обнаруживает сегментарную реакцию, тогда как мы знаем, что в обычных рефлекторных актах мы никогда не можем получить сегментарного сокращения мышц, если не изолировать совершенно данный метамер от других частей тела. Для того чтобы получить метамерный рефлекс, мы должны применить искусственную перерезку всех корешков, кроме одного, или перерезку спинного мозга выше и ниже этого сегмента. Тогда мы получаем сегментарный рефлекс. В остальных случаях рефлекс оказывается многосегментным, охватывает многие и часто отдаленные группы координированно работающих мышц. Патологические же процессы внутренних органов вызывают метамерное сокращение мускулатуры, да еще имеющее такой затяжной характер (часы и сутки).

Я это объясняю таким образом, что внутренние органы и метамеры мышц связаны друг с другом посредством коллатералей симпатического нерва. Следовательно, между данным отрезком кишки или другим вну-

тренним органом, относящимся к данному метамеру тела, с одной стороны, и мышцей данного метамера тела — с другой, существует аксонная связь за счет постганглионарных клеток. Верноэ показал, что висцеромоторный рефлекс пропадает, если спинной мозг разрушен. Это есть истинный рефлекс. От внутренностей идут проприоцептивные или интероцептивные волокна, например болевые нервы внутренностей, в спинной мозг, и вызывают моторную реакцию. Но эта моторная реакция недостаточно сильна, чтобы выявиться. Она будет достаточно выражена и явно обнаружится только в данном метамере тела, потому что здесь имеется усложнение рефлекторного пути аксон-рефлекторным аппаратом симпатической системы, влияющим на мышцы и центры данного сегмента. Тогда вы получаете в ответ на раздражение кишечника моторную реакцию только в мышцах данного метамера, потому что тут имеется усиление эффектов за счет постоянной ирритации симпатического адаптационно-трофического пути (схема на рис. 40).

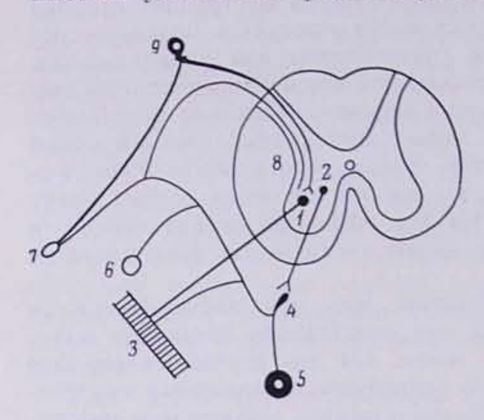


Рис. 40. Схема аксонных сегментарных связей за счет ветвления постганглионарного симпатического волокна.

Поперечное сечение спинного мозга с двигательной (1) и симпатической (2) клетками. Первая дает толстое двигательное волокно к скелетной мышце (3), вторая — тонкое преганглионарное волокно к клетке симпатического узла (4). Аксон последней ветвится и дает коллатерали к кишке (5), к скелетной мышце (3), кровеносному сосуду (6), кожному рецептору (7) и к спинному мозгу (8). Последняя коллатераль вместе с чувствительным волокном, имеющим трофический центр в межпозвоночном узле (9), проникает в спинномозговой канал по заднему корешку.

Это может осложниться еще тем, что другая коллатераль этой же клетки или соседней клетки может идти к рецепторным аппаратам кожи, и, следовательно, вы можете иметь при ирритации внутренних органов постоянную ирритацию рецепторов данного метамера кожи. Это должно выражаться, с одной стороны, в гиперэстезии или гиперальгезии, с другой — в повышении рефлекторной возбудимости и в легком осуществлении рефлекса с кожной поверхности на данные метамеры тела.

Тут мы получаем чрезвычайно сложный комплекс, который дальше еще усложняется тем, что и спинномозговая масса за счет коллатералей симпатических путей получает влияние со стороны внутренних органов. Мы можем себе представить тут путь, влияющий на центральную нервную систему. Следовательно, эта экссквизитная тоническая деятельность (явление défense) может быть понятна только при условии, если мы учтем все эти три рода влияний. С одной стороны, имеет место влияние ирритации внутренних органов на центральную нервную систему по афферентным путям, т. е. обычная болевая чувствительность этих органов. С другой стороны, эта чувствительность может быть поддержана влиянием симпатических волокон на спинномозговую массу, на соответствующие рецепторы кожи и на мышечный метамер. В результате всех этих сложных явлений в конце концов получается то, что обычно висцеромоторный рефлекс принимает, во-первых, специфический сегментарный характер, а во-вторых, обнаруживает картину упорной многочасовой деятельности, которой мы в других условиях не наблюдаем.

В последнее время Бресткину и Лавочкину удалось экспериментально

подтвердить роль симпатической системы в явлениях défense. Впрыскивая в брюшную полость собаки точно по белой линии живота скипидар, они вызывали сильную многочасовую тоническую судорогу брюшного пресса и притом всегда вполне симметричную. У собак с односторонней люмбальной симпатэктомией судорога наступала только на стороне сохра-

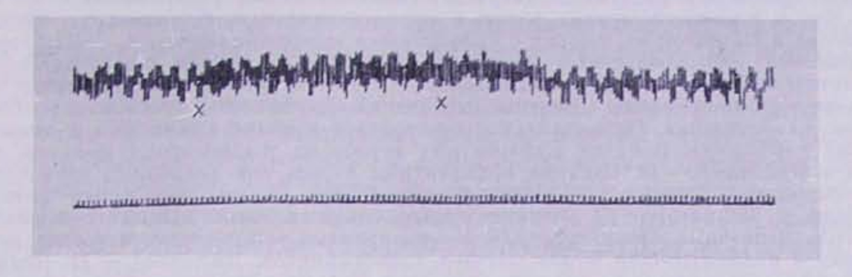


Рис. 41. Симпатические аксон-рефлексы у млекопитающих. Влияние раздражения центрального конца кожной веточки n. radialis на работу сердца у щенка с полностью разрушенной центральной нервной системой. (По Тонких).

Сверху вниз — запись сокращений сердца, отметка времени. *XX* — начало и конец раздражения n. radialis.

ненной симпатической иннервации, на симпатэктомированной стороне брюшной пресс оставался совершенно дряблым.

С изложенной точки зрения особый интерес представляют симпатические аксон-рефлексы у млекопитающих, описанные Тонких. На следующих рисунках даны примеры аксон-рефлекторных влияний на сердце

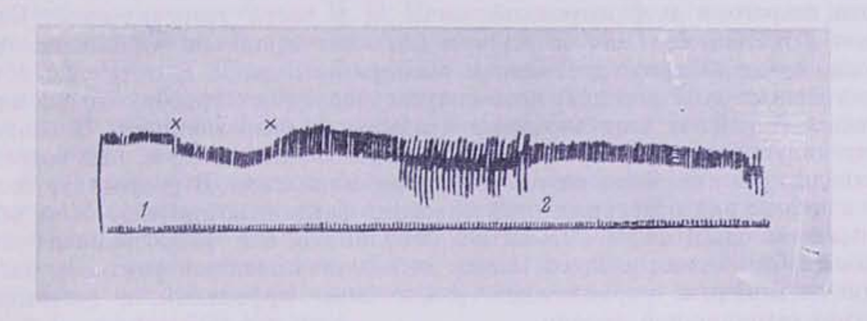


Рис. 42. Симпатические аксон-рефлексы у млекопитающих. Влияние раздражения центрального конца n. splanchnicus на работу сердца у кошки с полностью разрушенной центральной нервной системой. (По Раевой и Тонких).

1 и *2* — остановка искусственного дыхания. Остальные обозначения те же, что на рис. 41.

при раздражении центральных концов кожной веточки n. radialis (рис. 41) и n. splanchnicus (рис. 42) у животных с разрушенной центральной нервной системой.

Они дают ключ для объяснения иррадиирующих в руку (в область распространения nn. radialis и ulnaris) болей при грудной жабе, возникновения приступов грудной жабы в связи с нарушениями пищеварения, лечебного эффекта физиотерапевтических процедур и т. д.

ЛЕКЦИЯ ЧЕТЫРНАДЦАТАЯ

ЭФФЕКТЫ НОЦИЦЕПТИВНЫХ РАЗДРАЖЕНИЙ

1. Необходимость обобщающего изучения ноцицептивных раздражений. — *2.* Учение Коу о взаимоотношениях почки и надпочечника. — *3.* Исследования Киссель, Лейбсона и Галицкой на собаках с выведенными мочеточниками. — *4.* Рефлекторная анурия. — *5.* Экстраренальные механизмы анурии. — *6.* Анурия при исключенной симпатической системе (Н. И. Михельсон). — *7.* Питуитринная и рефлекторная анурия; их взаимоотношения (Данилов, Эголинский, Дурмишьян). — *8.* Феномен Вюльпиана — Гейденгайна. Положительное тонотропное влияние адреналина и симпатических нервов. — *9.* Влияние афферентных нервов на тономоторный феномен (Орбели и Мушегян). — *10.* Влияние афферентных нервов при удаленных надпочечниках (Орбели и Гагзян). — *11.* Влияние питуитрина на вюльпиановский феномен (Орбели и Данилов). — *12.* Влияние раздражения и экстирпации гипофиза. — *13.* Роль мышечных продуктов. — *14.* Ноцицептивные раздражения и работа желудочных и поджелудочной желез (Нечаев, Серебренников, Дионесов). — *15.* Влияние болевых раздражений на процесс адаптации глаза к темноте (Лебединский и сотрудники). Влияние болевых раздражений на слуховую адаптацию (Гершуни и Волохов). — *16.* Заключение.

1. Задача этой лекции заключается в том, чтобы показать, какое значение имеют для нашего организма те сильные раздражения, которые носят разрушительный характер, могут оказаться для организма в различных его частях вредоносными, вызывают у нас субъективное ощущение боли, соответственно этому ведут к определенным защитным реакциям со стороны организма и, как оказывается, наряду с этим дают еще целый ряд эффектов, которых мы обычно не учитываем.

Нельзя сказать, чтобы весь тот материал, который я намереваюсь представить вашему вниманию, был новым материалом. В нем очень много старого и в фактической части, и в части теоретической. Само собою понятно, что многое из того, на чем придется останавливаться сегодня, уже является достоянием экспериментальной физиологии в течение многих десятков лет; но в силу определенных требований исследовательской работы этот материал оказывался разрозненным. В зависимости от того, какой стороной дела интересовались авторы, они сосредоточивали свое внимание на том или ином материале. В результате получился целый ряд отдельных разрозненных фактов, которые не были объединены в одно целое. Попытка объединить эти разрозненные, эти, казалось бы, ничего общего между собою не имеющие факты и найти общие механизмы, управляющие различными эффектами, и составляет предмет сегодняшней лекции.

Итак, речь идет о том, чтобы выявить, какого рода эффекты могут возникать и возникают в организме при нанесении сильных раздражений на периферию тела, тех сильных раздражений, которые субъективно сопровождаются у нас болевыми ощущениями, а кроме того, у нас и у животных вызывают объективно наблюдаемые, сильные, обобщенные защитные рефлексы.

Я остановлюсь сегодня на четырех сторонах дела, различных по своей сущности, однако имеющих очень много общего в смысле внутреннего механизма возникновения.

2. Мне пришлось обратиться к изучению этого вопроса вместе с моими сотрудниками еще в 1920 г., именно в связи с изучением влияния сильных болевых раздражений на деятельность почки. К этому исследованию нас побудила старая уже в настоящее время работа английского физиолога Коу, опубликованная в 1910 г.

Коу исследовал взаимоотношения между надпочечником и почкой и обнаружил, что от надпочечных вен тянутся коллатерали к почечным сосудам, что определенные ответвления надпочечных вен вступают в толщу почки, разветвляются внутри почки и, таким образом, служат руслом, по которому продукты деятельности надпочечника могут якобы непосредственно попадать в почку и, следовательно, непосредственно регулировать деятельность почки. Эти данные носили чисто анатомический характер и были основаны на изучении инъекционных препаратов венозной системы.

Наряду с этим Коу экспериментальным путем обнаружил следующие интересные факты. Он изолировал область почечных сосудов, иссекал на одной стороне надпочечник и затем устанавливал перфузию через аорту дефибринированной крови. Имея небольшую секрецию из обеих почек, он наносил какое-нибудь чувствительное раздражение, например раздражение какого-нибудь афферентного нерва. В результате этого наступала резкая анурия на той стороне, на которой надпочечник был сохранен; на той же стороне, где надпочечник был иссечен, этой анурии не было. Этот фактический физиологический материал и послужил ему основанием для утверждения, что надпочечник должен рассматриваться как орган, регулирующий деятельность почки путем непосредственного инъецирования адреналина в почки.

3. Эта работа Коу послужила толчком к тому, чтобы я обратился в сторону изучения почечной деятельности вообще. Мне захотелось проверить эту мысль Коу и не в обстановке острого опыта, а в обстановке опыта хронического, на основании которого можно было бы действительно сделать заключение, играет ли надпочечник какую-нибудь роль в регуляции мочеотделения или нет. С этой целью я осуществил, впервые после многих лет перерыва, выведение мочеточников, которое когда-то было предложено и осуществлено И. П. Павловым, но не было им самим достаточно использовано. Я внес некоторую вариацию в том смысле, что вывожу мочеточники не вместе, а раздельно по обе стороны средней линии, с тем чтобы собирать мочу порознь из каждой почки. Первая работа по этой новой методике была проведена Киссель, которой я предложил установить норму мочеотделения, затем иссечь один надпочечник и повторить все те опыты, которые были проделаны в контрольный период, чтобы убедиться, наступают ли со стороны почки какие-нибудь существенные отклонения в смысле ее функциональной способности. Надо сказать, что целый ряд опытов, проведенных в то время, не обнаружил никаких отличий между почкой контрольной стороны и почкой той стороны, на которой надпочечник был удален.

В следующей затем работе Лейбсона мы поступили наоборот: мы перевязали люмбальную вену, в которую впадает вена надпочечника, и создали условия для того, чтобы направить всю надпочечниковую кровь непосредственно в почечные коллатерали, в расчете таким образом создать постоянную адренализацию почки и стойкое, явное изменение ее работы путем увеличенного воздействия со стороны адреналина. Но и в этой форме опыта нам никаких существенных отличий в работе почки контрольной и почки, поставленной в такие своеобразные условия, обнаружить не удалось.

В последнее время Галицкая провела более подробное и в техническом отношении более совершенное сравнение работы двух почек у собаки, у которой мы на одной стороне иссекли надпочечную железу, как в работе Киссель, а несколько позже перевязали на другой стороне люмбальную вену, как в работе Лейбсона. Почки обнаружили тем не менее уди-

вительный параллелизм в работе как в норме, так и после первой и второй операций.

Галицкая произвела, кроме того, под руководством Красуской тщательное анатомическое исследование распределения сосудов в почке и их взаимоотношений с сосудами надпочечника и показала, что для признания той регуляции, о которой говорил Коу, нет никаких оснований.

4. Какое же это имеет отношение к нашей задаче? В числе тех опытов, которые мы проводили с Киссель, Лейбсоном, а потом с Галицкой, видное место занимали опыты с раздражением афферентных нервов. Тот основной факт, с которого начал Коу, мы приняли во внимание.

Не обнаружив никаких отклонений в деятельности почки при обычных условиях ее функционирования, мы решили проверить, не может ли в тех специальных условиях, которые создаются при сильном раздражении афферентного нерва и которые ведут к усиленной продукции и выбрасыванию адреналина в кровь, наступить какая-нибудь разница в работе двух почек. Надо сказать, что в одном опыте Киссель наступила резкая разница в секреции мочи из двух почек: анурия была гораздо резче выражена на контрольной стороне, чем на той стороне, на которой надпочечник был иссечен. Но это наблюдалось только один раз. В произведенной позже работе Галицкой разницы не обнаружилось в многократных опытах с раздражением афферентных нервов.

В дальнейшем мы задались целью выяснить, каков механизм этой рефлекторной анурии и как она осуществляется. Конечно, самое вероятное предположение было такое же, какое было высказано Коу, что речь идет об усиленном отделении адреналина, которое было доказано работами Казанской физиологической школы, работами Кеннона, работами Анрепа из старлинговской лаборатории. Естественно было думать, что при раздражении болевого нерва мы получаем сильную продукцию адреналина, поступление его в специальные почечные сосуды или в общий круг кровообращения, сужение почечных сосудов и прекращение мочеотделения. Но оказалось, что в тех случаях, когда мы перерезали чревные нервы, снабжающие своими ветвями надпочечники, мы не получили прекращения рефлекторной анурии (Лейбсон). Оказалось, что несмотря на перерыв нервного пути к надпочечнику, исключающий возможность рефлекторной секреции адреналина, мы выпадения анурии не получали. Нужно было сделать вывод, что, кроме возможного и вполне вероятного механизма адреналинной секреции, существуют еще какие-то механизмы, которые обусловливают эту анурическую картину.

5. Вслед за тем в нашей лаборатории было проведено Лейбсоном и Гинецинским исследование в обстановке вивисекционных опытов: полная денервация почки, затем целый ряд перерезок нервов на различных уровнях. Оказалось, что даже вполне денервированная почка может отвечать на раздражения отдаленного афферентного нерва резким сокращением диуреза, т. е. так называемая рефлекторная анурия может наступать при условиях, когда сама почка совершенно лишена непосредственных нервных влияний. Значит, нужно было отнести эту анурию в значительной мере за счет экстраренальных факторов, за счет каких-то рефлекторных или иных изменений, возникающих в организме и уже вторично влияющих на деятельность почки.

К этому времени появилась работа Быкова, который также пришел к заключению, что в деятельности почки существенную роль играют экстраренальные факторы.

6. Вскоре после этого была произведена в лаборатории Фурсикова работа Н. И. Михельсон, которая выяснила, что рефлекторная анурия (она

ее описывала под названием «эмоциональная анурия») вполне отчетливо обнаруживается и в случае, когда спинной мозг перерезан на границе между шейной и торакальной частями, т. е. при условии, когда симпатические клетки спинного мозга, спинальные очаги симпатической системы отделены от вышележащих частей центральной нервной системы. В этом случае можно было получать рефлекторную анурию при раздражении передней конечности животного, т. е. анурия осуществлялась каким-то образом за счет воздействия афферентного нерва на переднюю половину тела, несмотря на то что передняя половина тела была лишена связи с симпатической системой. Наряду с этим раздражение задней конечности оставалось безрезультатным по крайней мере в течение первых месяцев (рис. 43).

Впоследствии Н. И. Михельсон перешла в мою лабораторию, и мы с нею наметили план дальнейшей работы, который она в значительной части и осуществила. Нам пришлось на нескольких животных произвести целый ряд последовательных операций, которые включали в себя последовательную перерезку спинного мозга на уровне первого грудного сегмента, перерезку блуждающих нервов у того же животного и таким образом обеспечили полное разобщение почки от передней половины тела и от всех непосредственных нервных влияний; тем не менее рефлекторная анурия сохранялась. Из этого мы должны были сделать вывод, что эта рефлекторная анурия обусловливается каким-то воздействием афферентного нерва на самый передний отдел нервной системы и на самые передние отделы организма.

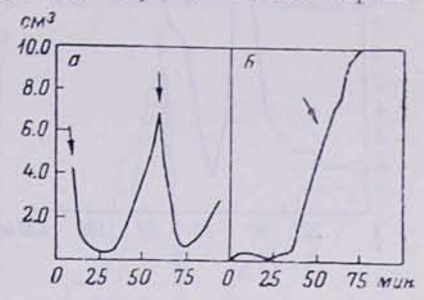


Рис. 43. Рефлекторная анурия. Влияние раздражений передней (*а*) и задней (*б*) конечностей на диурез у животного с перерезанным спинным мозгом. (По Н. И. Михельсон).

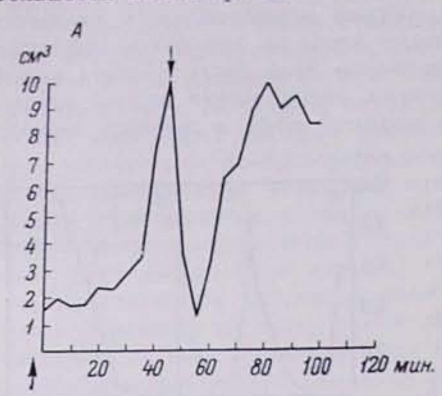
По оси абсцисс — время, *по оси ординат* — величина диуреза. *Стрелки* — моменты нанесения раздражений на конечности.

Дальнейший анализ явлений заставил нас задуматься над возможностью таких экстраренальных факторов, как вмешательство печени, которая является одним из важных регуляторов водно-солевого обмена, как вмешательство легких, которые могли бы дать секрецию, допустим, гистамина. Все эти предположения отпадали. Они, конечно, могли иметь место, но они не являлись единственными, потому что в опытах Н. И. Михельсон были перерезаны блуждающие нервы высоко на шее и симпатическая система была исключена полностью, и тем не менее анурические эффекты сохранились (рис. 44).

7. В конце концов мы должны были остановиться на предположении, что какие-то органы головы являются виновниками тех изменений в крови или вообще в организме, которые ведут к рефлекторной анурии.

Одно из предположений, которое мы должны были сделать, заключалось в том, что не играет ли известной роли в этом деле мозговой придаток. И вот опыты, которые были предприняты, с одной стороны, Дурмишьяном и Эголинским, а с другой — Н. И. Михельсон и Даниловым, дают довольно много оснований, для того чтобы утверждать, что одним из моментов, обусловливающих рефлекторную анурию, является поступление в кровь гормонов задней доли мозгового придатка. Надо сказать, что к этому времени в целом ряде исследований, очень тщательно проведенных, Данилову удалось показать, что питуитрину, обладающему, как известно и по литературным данным, двояким (диуретическим и анти-

диуретическим) влиянием, присуще свойство вызывать антидиуретический эффект на основе определенного воздействия на почку и на кровь. Пользуясь фильтрационно-реабсорбционной теорией Кёшни как рабочей гипотезой, мы имеем возможность в настоящее время очень тщательно анализировать функциональные нарушения, которые наступают в деятельности почек при тех или иных воздействиях, и расценивать, в какой мере в данный момент нарушение в работе почек обусловлено нарушением размера фильтрации, в какой мере оно обусловлено изменением размера реабсорбции воды, хлористого натра и т. д. Таким образом Данилов выяснил типичную картину воздействия питуитрина на почечную деятельность, и когда затем были проведены аналогичные исследования при рефлекторной анурии, то наметилась совершенно отчетливо определенная зависимость этих двух явлений друг от друга. Именно, обнаружилось, что во многих отношениях характер изменений в почечной деятельности является сходным в случае рефлекторной анурии и в случае искусственного введения питуитрина.



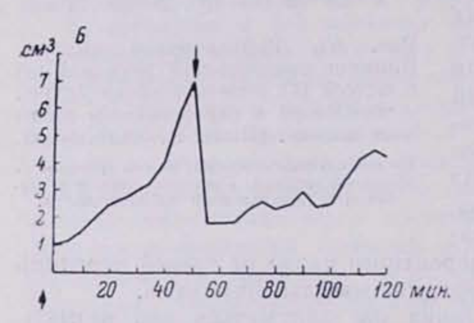


Рис. 44. Рефлекторная анурия у собаки в норме (*А*) и после перерезки спинного мозга и tr. vago-sympathicus (*Б*). (По Н. И. Михельсон).

Стрелки вверх — водная нагрузка, *вниз* — момент раздражения током. Остальные обозначения те же, что на рис. 43.

Из всего того, что я говорил, не следует, что мы считаем питуитрин единственным виновником рефлекторной анурии. Все те другие механизмы, о которых я говорил, остаются не только приемлемыми, но несомненно могущими играть роль в данном процессе. И действительно, опыты, произведенные в последнее время Н. И. Михельсон, показали (рис. 45), что одна экстирпация мозгового придатка не исключает рефлекторной анурии. Задачу нашу составляет поэтапное осуществление сложного комплекса операций: гипофизэктомии вместе с высокой перерезкой спинного мозга и ваготомией. До настоящего времени нам не удалось, несмотря на многократные попытки, сохранить животным жизнь после такого комплекса. Путем анализа рефлекторной анурии мы приходим к заключению, что такой, казалось бы, простой факт, как 10—15 секунд раздражения болевого нерва, сопровождается целым рядом значительных сдвигов в организме. Почечная деятельность является только показателем тех значительных сдвигов, которые в организме происходят, и мы обнаруживаем, что тут вовлекаются не только различные центробежные нервы, рефлекторно действующие на органы, но также и органы внутренней секреции и притом целый ряд их. В литературе были указания на секрецию некоторых гормонов при раздражении афферентных нервов, например адреналина, а в данном случае нужно активную роль признать еще и за питуитрином, продуктом задней доли мозгового

придатка. В этом отношении первые исследования принадлежат Кушингу и Шамову, которые утверждали, что раздражение шейного n. sympathicus сопровождается секрецией питуитрина.

Итак, мы приходим к заключению, что питуитарному аппарату может принадлежать очень значительная роль в тех сдвигах, которые наступают в организме при болевых раздражениях и которые оказываются агентами, вызывающими уже вторично и другие изменения в организме.

Вопросом о механизме возникновения болевой анурии занялась также лаборатория Бабского. На основании своих исследований Бабский пришел к утверждению, что основной причиной анурии при болевых раздражениях является поступление в кровь ацетилхолина. Галицкая и Н. И. Михельсон, проверяя это утверждение, показали, что хотя ацетилхолин, внутривенно введенный, может вызвать анурию, во многих чертах сходную с болевой, однако ему нельзя приписать существенную роль в ряду механизмов, обусловливающих болевую анурию: ацетилхолиновая анурия претерпевает резкие изменения от предварительной атропинизации и эзеринизации, болевая же остается без изменений.

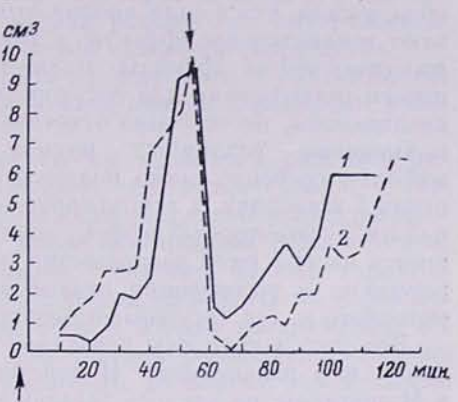


Рис. 45. Влияние удаления гипофиза на рефлекторную анурию. (По Н. И. Михельсон).

Анурия у нормального (*1*) и гипофизэктомированного (*2*) щенка. Остальные обозначения те же, что на рис. 44.

8. Вторым критерием, которым мы пользовались и который дает нам возможность сделать опять-таки довольно неожиданные на первый взгляд выводы, я беру деятельность моторно-денервированной мышцы. Мне несколько раз уже приходилось говорить о феномене, носящем название вюльпиан-гейденгайновского. Он заключается в том, что после перерезки двигательного нерва, дней через 5—6, поперечнополосатая мышца приходит в своеобразное состояние и начинает отвечать тоническими сокращениями на раздражение тех нервных стволов, которые содержат сосудорасширяющие волокна.

Этот факт впервые был обнаружен еще в 1869 г. Вюльпианом на мускулатуре языка. Именно после перерезки подъязычного нерва, через 5—6 дней раздражение периферического конца n. lingualis вызывает медленные тонические сокращения языка. Основные стороны этого феномена были исследованы сначала самим Вюльпианом, затем Гейденгайном и его сотрудниками. Гейденгайн обнаружил это явление, кроме языка, еще и в других мышечных группах. Наконец, Шеррингтон показал, что оно наблюдается и в мышцах конечностей.

С нашей стороны за последние годы были сделаны следующие дополнения. Нам удалось показать, что раздражение симпатического нерва может вызывать усиление этих тономоторных явлений в мускулатуре языка. Эффект n. lingualis в смысле вызова тонических сокращений может быть усилен после раздражения симпатического пучка волокон или после введения адреналина, латентный период может быть укорочен, продолжительность сокращений увеличена с нескольких секунд до многих секунд и до минут. Таким образом, во всех отношениях адреналин и симпатическая система оказывают повышающее действие на этот феномен.

9. После точного установления этого факта мы перешли к выяснению дальнейших вопросов. Нам интересно было знать, не может ли это тономоторное влияние сосудорасширяющих волокон быть вызвано рефлекторно. Мы знаем, что сосудорасширители могут быть пущены в ход при раздражении афферентных нервов и дать депрессорные рефлексы, поэтому естественно было предположить, что можно путем раздражения афферентного нерва вызвать возбуждение этих же сосудорасширяющих волокон и таким образом обусловить тономоторный эффект.

Но надо сказать, что хотя тономоторные эффекты всегда осуществляются теми нервными стволами, которые содержат в себе сосудорасширители, однако мы уже в одной из ранних работ (моей и Фидельгольца) обнаружили, что нельзя вполне отождествлять те волокна, которые вызывают тономоторные эффекты, с теми волокнами, которые вызывают сосудорасширяющие эффекты. Какие-то различия тут существуют. Именно пороги раздражения для сосудорасширяющего и тономоторного эффектов неодинаковы, но особенно отчетливо разница между ними выступает при применении различных ритмов раздражения: сосудорасширяющие эффекты особенно легко получаются при редких ритмах раздражения, около 5 в секунду, а тономоторного эффекта при этих условиях получить нельзя. Тономоторный эффект наступает лишь при условии, если применяется частый ритм раздражения, т. е. обычная тетанизация. Сроки перерождения и регенерации оказываются также неодинаковыми для тономоторного и для сосудорасширяющего эффектов.

Это уже давало нам основание думать, что могут обнаружиться различия и в дальнейшем. И действительно, в работе, проведенной мною и Мушегяном, не удалось раздражением тех или иных афферентных нервов вызвать тономоторный эффект рефлекторно.

Не считая возможность такого рефлекторного вызова исключенной, я впоследствии повторил эти попытки совместно с Н. И. Михельсон. В этих опытах мы испытывали действие центрального конца n. tibialis также и на фоне эзеринизации, исходя из высказанного Бабским утверждения, что болевое раздражение сопровождается поступлением в кровь ацетилхолина. Ни в одном случае нам не удалось наблюдать тономоторных явлений в языке. Наряду с этим Лапик в 1937 г. опубликовал работу, из которой явствует, что ему удалось наблюдать тономоторные эффекты в языке при раздражении центрального конца геринговского синусного нерва. Имеем ли мы дело с прямым рефлексом на вазодилататоры языка или с вмешательством какого-либо промежуточного источника гуморальный влияний — остается открытым.

Дальше возник вопрос, нельзя ли раздражением афферентных нервов вызвать в состоянии язычной мускулатуры изменения, которые выразились бы в нарушении отношения к тономоторным раздражителям. Выше, в лекции 13-й, я указывал, что, работая над симпатической иннервацией скелетной мышцы, мы имели целый ряд случаев, в которых удавалось рефлекторно воздействовать через симпатическую систему на скелетную мышцу и получать все типичные симпатические эффекты рефлекторным путем. Это было обнаружено сначала в работе Гинецинского, затем в работе Кунстман на теплокровных животных, а особенно отчетливо — в работе Гершуни. Мы задались целью изучить рефлекторные влияния на моторно-денервированный язык и, пользуясь тономоторным эффектом, судить об этих тонотропных симпатических воздействиях. Тут-то и обнаружился целый ряд интересных явлений.

Самый простой, примитивный опыт (Орбели и Мушегян) заключался в следующем. За несколько дней до опыта мы перерезали n. hypoglossus

высоко в костном канале, с тем чтобы сохранить в его составе симпатический компонент и обеспечить возможность влияния центральной нервной системы через симпатические пути на мускулатуру языка. В день опыта производили перерезку n. lingualis, раздражали его, определяли порог раздражения n. lingualis, оценивали характер эффекта при применении той или иной силы раздражения и той или иной длительности его, а затем, вместо обычного раздражения периферического симпатического ствола, раздражали какой-нибудь афферентный нерв, например n. tibialis. Происходило чрезвычайно резкое усиление эффекта последующего раздражения n. lingualis. Под влиянием болевого раздражения тономоторный эффект резко усиливался, повышались его продолжительность и величина, понижался порог, сокращался латентный период, т. е. выступали все те влияния, которые мы наблюдали раньше при внутривенном применении адреналина или при раздражении симпатического пучка.

При анализе явления пришлось думать прежде всего о рефлекторной секреции адреналина, которая является фактом вполне доказанным работами ряда авторов.

10. В работе, выполненной с Гзгзяном мы произвели ряд экспериментов, в которых иссекали предварительно оба надпочечника, с тем чтобы посмотреть, сохранился ли усиливающий эффект болевого раздражения. Оказалось, что в этом случае, после экстирпации надпочечника, эффекты получаются и получаются вполне отчетливо, но имеют другой характер. Если при первом сильном раздражении афферентного нерва мы получаем резко усиливающее действие, то при втором раздражении мы получаем эффект неопределенный, а при третьем раздражении сплошь и рядом получаем эффект тормозной. Мало того, во многих опытах после однократного раздражения афферентного нерва наступало такое состояние организма, при котором совершенно стереотипно повторяющиеся раздражения n. lingualis вызывали резко различные тономоторные эффекты, то сильные, то слабые, устанавливалась волнообразность течения процесса на несколько часов.

Выступило еще одно чрезвычайно интересное явление: при применении более или менее сильного раздражителя для афферентного нерва во многих случаях оказывалось, что животное третьего раздражения не переносит — третье раздражение в подавляющем большинстве случаев сопровождалось смертью животного.

Предстояло выяснить все механизмы влияния на мускулатуру языка. Как я говорил, симпатический компонент мы сохраняли, делая высокую перерезку n. hypoglossus. В ряде опытов мы произвели низкую перерезку n. hypoglossus, чтобы и симпатический путь, непосредственно идущий к языку, был перерезан. Оказалось, что и в этих случаях раздражение афферентного нерва может дать отчетливое влияние на тономоторный эффект.

Оставались предположения, что шейный n. sympathicus посылает к языку волокна окольным путем через a. lingualis, или, может быть, со стороны афферентного нерва вызываются еще какие-нибудь изменения в организме, которые могут отражаться на моторно-денервированной мышце и таким образом изменять ее отношение к одному и тому же тономоторному раздражению.

11. Ряд опытов, произведенных нами (сначала мною и Гзгзяном, а затем мною и Даниловым), привел к следующему заключению. Прежде всего оказалось, что действительно при раздражении головного конца шейного n. sympathicus можно вызвать усиление тономоторных эффектов и в том случае, если n. hypoglossus перерезан на периферии и непосред-

ственные главные симпатические пути выключены. Но что особенно интересно, оказалось, что очень существенное влияние на течение тономоторных эффектов имеет введение препаратов мозгового придатка, в особенности препаратов задней доли его (питуитрин, питуикрин «Р»).

Влияние этих препаратов задней доли сводится к тому, что первый тономоторный эффект (через $1-1^1/_2$ минуты после впрыскивания питуитрина) оказывается несколько ослабленным. В дальнейшем же, через 5—6—7 минут, наступает резкое усиление тономоторных эффектов, которое длится в течение нескольких минут (20—30) и постепенно сходит на нет. Препарат питуитрина можно вводить несколько раз, и каждый раз повторяется та же картина.

Следовательно, моторно-денервированная мышца оказывается чрезвычайно интересным показателем, чрезвычайно четким реактивом в отношении всяких изменений химизма крови. Мы имеем не только тот факт, что она начинает отвечать на раздражения n. lingualis, что она начинает реагировать на введение ацетилхолина и давать тономоторные эффекты, чего в норме не бывает. Эти реакции оказываются еще количественно измененными, если в кровь поступает адреналин или питуитрин.

12. Анализируя явления дальше, мы обращаемся непосредственно к области гипофиза и в обстановке острого опыта раздражаем через широко открытую черепную крышку область infundibuli, которая, с одной стороны, является высшим центром симпатической системы (tuber cinereum), а с другой стороны, по данным некоторых авторов (Гревинг, Пинес), содержит пучок волокон, идущих к гипофизу и его иннервирующий. Оказывается, что такое раздражение инфундибулярной области сопровождается резким изменением тономоторных эффектов, которые носят такой же характер, как и при введении питуитрина, т. е. первый эффект оказывается ослабленным, а последующие — резко усиленными.

Последний этап работы — это раздражение шейного n. sympathicus после иссечения гипофиза. Пока еще в двух опытах такого рода мы получили чрезвычайно интересное явление. Если до экстирпации гипофиза раздражение шейного n. sympathicus оказывает через 5—6 минут довольно отчетливое повышающее действие на тономоторный эффект, то после экстирпации гипофиза при раздражении шейного n. sympathicus мы получаем исключительно тормозные влияния. Тономоторные эффекты оказываются резко ослабленными или сходят на нет.

Из этих данных мы вправе заключить, что при раздражении шейного симпатического нерва мы имеем сложную картину влияния. Мы, несомненно, имеем влияние на гипофиз, секрецию каких-то продуктов мозгового придатка, в частности продукта задней доли, и в результате этого изменения тономоторных эффектов. Но этим дело не ограничивается. Наступают еще какие-то отклонения, одно-два или больше — мы пока не можем сказать, которые в совокупности дают не повышающий, а тормозящий эффект.

Таким образом, сопоставляя эти данные раздражения шейного n. sympathicus с тем, что мы получили при раздражении афферентного нерва, мы находим некоторое объяснение для этих эффектов афферентных нервов. Мы можем сказать, что часть явлений принадлежит надпочечнику, часть — непосредственному воздействию n. sympathicus на мускулатуру, часть — гипофизу и часть еще каким-то другим факторам, которые нами пока еще не изучены.

Я должен обратить внимание на то, что эти наши данные вполне гармонируют с тем, что было сообщено Быковым. В его лаборатории было обнаружено (Риккль), что кровь, оттекающая от головы, при раздраже-

нии симпатического нерва и блуждающего нерва оказывалась измененной по сравнению с нормой. Я не знаю, в какой мере нужно будет эти изменения приписать деятельности мозговых центров, как думает Быков, в какой мере — влиянию нервов на другие органы головы, но во всяком случае тут мы наталкиваемся на явления, которые в фактической части совпадают с тем, что утверждает Быков. В этом тономоторном эффекте мы получаем ясный показатель каких-то общих изменений, которые возникли в организме.

13. Я должен обратить внимание еще на одну возможность, которая должна быть учтена при раздражении афферентного нерва. Это возможность минимальных мышечных сокращений.

Дело в том, что сам тономоторный феномен представляет собою явление в высшей степени интересное, своеобразное. Речь идет о том, что выключение моторной иннервации через такой короткий период времени, когда о глубоких дегенеративных явлениях говорить не приходится, когда мышца еще является вполне нормальной, когда и моторный нерв не потерял еще своих основных функциональных свойств и может вызвать отчетливые сокращения, — уже в это время мышца приобретает способность реагировать на холиноподобные вещества тоническими сокращениями и реагировать на раздражения сосудорасширяющих стволов (которые, по современным взглядам, тоже способны продуцировать холиноподобный материал).

Эти своеобразные изменения мышечной ткани являются свидетельством того, что мышца, лишившись моторных импульсов, регулярно притекающих из центральной нервной системы, уже в силу этого одного изменяет свои функциональные свойства. Следовательно, речь идет еще не о дегенерации, а о том, что мышца освободилась от влияния моторного нерва. Раз моторный нерв перерезан, то в течение 5—6 дней импульсы по нему не идут. Это освобождение от моторных импульсов является причиной того, что мышца впадает в особое функциональное состояние.

Нам удалось показать в работе с Гинецинским, что при этих условиях кратковременное раздражение периферического отрезка n. hypoglossus дает резкое изменение в состоянии язычной мускулатуры, которое выражается в том, что мышца перестает реагировать на раздражения сосудорасширителей, т. е. даже кратковременного проведения импульсов по моторному нерву достаточно, для того чтобы ликвидировать тономоторные эффекты. Эта ликвидация длится короткое время. Но опять-таки если речь идет о свежеперерезанном нерве и если раздражение n. hypoglossus было достаточно сильно, то эффекты могут быть ликвидированы на весь данный день, животное надо снять с операционного стола, подождать до следующего дня, и тогда только можно увидеть восстановление тономоторного эффекта.

Само собою понятно, мы вправе думать, что эти влияния моторных нервов, подавляющие тономоторную деятельность, подавляющие крайнюю реактивность поперечнополосатой мускулатуры в отношении химических агентов крови, являются фактором, биологически очень важным. Этим создается гарантия того, что поперечнополосатая мускулатура будет находиться только под контролем центральной нервной системы и только под влиянием импульсов из центральной нервной системы будет осуществлять свою тонкую и точную деятельность. Мы имеем бесспорный факт, что моторные импульсы вызывают такие изменения в мышце, которые ликвидируют тономоторную деятельность. Но тут возникал вопрос, что же это за изменения: есть ли это разультат мышечных сокращений, которые в силу соответствующих химических изменений, сопровождающих мышеч-

ную деятельность, ликвидируют действие второго аппарата, или это тормозное влияние обусловливается каким-то другим механизмом.

В работе с Гальпериным нам удалось показать, что тут речь идет не о видимых мышечных сокращениях, потому что в период дегенерации и регенерации происходит расхождение сроков между двигательными явлениями и торможением тономоторных эффектов. Двигательные нервы при регенерации приобретают сначала способность тормозить тономоторные эффекты и только после этого — способность вызывать эффекты двигательные, при дегенерации же сначала теряют способность вызывать сокращения, а позднее — способность тормозить тономоторный феномен.

Конечно, из этого не следует, что отсутствие мышечных сокращений, и именно таких сокращений, которые могут быть уловлены невооруженным глазом, есть доказательство того, что в мышце не происходит каких-нибудь минимальных двигательных эффектов. Бесспорно, что моторные нервы могут давать те начальные химические сдвиги, которые при большем своем развитии составляют причину сначала слабого, а потом сильного сокращения. Тогда естественно думать, что в случае переноса материалов из работающих мышц других частей тела к моторно-денервированной мышце могут выступать эти тормозные влияния.

Итак, не исключена возможность того, что при удалении всех тех моментов, о которых я говорил до сих пор, т. е. при удалении надпочечника, при перерезке прямых симпатических путей к языку и при перерезке симпатического пути, идущего к голове, резкие тормозные влияния могут быть обусловлены вмешательством тех общих движений, которые наступают у животного при раздражении афферентного нерва [эту мысль в последнее время поддерживает Маевский, которому удалось наблюдать угнетающее (йохимбиноподобное) влияние мышечного препарата «Миоль» — 1937 г.]. На этом я заканчиваю вопрос о втором эффекте раздражения афферентного нерва.

14. На третьем явлении я остановлюсь по возможности короче, отчасти чтобы не утомлять вашего внимания, отчасти же потому, что это явление в настоящее время еще проанализировано менее других.

Суть дела заключается в том, что при раздражении афферентного нерва, как давно уже показано, наступают значительные изменения в работе пищеварительных желез. Уже в 80-х годах прошлого столетия под руководством И. П. Павлова была сделана работа Нечаева, который показал, что при раздражении афферентных нервов, при сильных болевых раздражениях можно наблюдать явление торможения деятельности желудочных желез. Несколько лет тому назад в лаборатории Военно-медицинской академии Серебренниковым по моей просьбе были сделаны две работы, из которых одна касалась влияния болевых раздражений на деятельность желудочных желез, другая — влияния их на деятельность поджелудочной железы.

В данный момент эти работы меня интересуют, во-первых, потому, что они подтверждают давно установленный факт и свидетельствуют о том, что болевые раздражения действительно вызывают такие значительные изменения в организме, которые отражаются на деятельности целого ряда органов, а во-вторых, потому, что в этих работах Серебренникова отчетливо выступил тот факт, что торможению подвергается не только рефлекторная, но и вторая, химическая фаза желудочной секреции. Следовательно, здесь речь идет не только об интрацентральном торможении, которое, естественно, можно и нужно себе представить при столкновении рефлекторной фазы секреции с нанесением афферентных раздражений, а, нужно думать, и о других механизмах.

Здесь невольно напрашивается мысль о вмешательстве секреции питуитрина, которая, как показали исследования ряда авторов, и в частности в моей лаборатории — Дионесова, оказывает на желудочную секрецию тормозное влияние.

Далее, Дионесову удалось показать, что электрическое раздражение кожи тормозит секрецию гейденгайновского изолированного желудочка и после денервации обоих надпочечников. Это, конечно, говорит в пользу предположения о питуитарном механизме. Интересно, что торможение в последнем случае длится несколько суток. Что же касается опытов с введением адреналина, то при них хотя и наблюдается в первый день уменьшение секреции, но на второй день наступает некоторое повышение секреции. Все это заставляет думать, что при болевом торможении существенная роль принадлежит питуитрину.

Итак, анализ трех различных эффектов болевого раздражения приводит к заключению о секреции питуитрина как общем механизме их возникновения.

В настоящее время Данилов и Рейдлер представили довольно убедительные доказательства того, что сильные раздражения афферентных нервов действительно ведут к усиленной продукции инкретов мозгового придатка. Им удалось показать, что спинномозговая жидкость, полученная у одного и того же животного (собаки, кошки) путем высокой окципитальной пункции до и после сильного раздражения центрального конца седалищного нерва, представляет резкие различия в своей способности вызывать экспансию кожных меланофор у лягушки. Следует отметить, что подобный результат раздражения афферентного нерва получается и после предварительной перерезки обоих шейных симпатических нервов и, следовательно, должен быть приписан другому эфферентному пути, вероятно тому, который найден Гревингом и Пинесом (рис. 46 и 47).

15. Теперь последний пункт, на котором я считаю нужным остановиться, — это вопрос о влиянии ноцицептивных раздражений на деятельность высших отделов нашей центральной нервной системы, на деятельность органов чувств.

В последние годы моими сотрудниками Лебединским и Турцаевым были выполнены работы, касающиеся адаптации нашего зрительного аппарата к темноте. В частности, по моей просьбе ими были проделаны опыты, касающиеся влияния болевых раздражений. Наносились болевые раздражения того же порядка, которые применялись в опытах Нечаева и Серебренникова для торможения желудочной секреции, в работах Киссель, Лейбсона, Н. И. Михельсон и др. — для вызова рефлекторной анурии, в моих работах с Мушегяном, Гзгзяном и Даниловым — для воздействия на тономоторные эффекты. Оказалось, что раздражения этого порядка, нанесенные на человеческую кожу, ведут к резким сдвигам в адаптационной кривой. Адаптированный к темноте глаз, давший уже максимальную для него, казалось бы, возбудимость, под влиянием раздражения этих болевых нервов дает новый скачок возбудимости, и его возбудимость устанавливается на новом уровне на довольно продолжительный период времени.

Этот факт является бесспорно доказанным на примерах нескольких испытуемых, в том числе самих авторов. В настоящее время возникает вопрос, как это явление объяснить? Конечно, на основании всего того, что я только что докладывал, я считаю, что тут едва ли может быть речь о каком-нибудь одном простом механизме.

Возможно интрацентральное взаимодействие болевых и оптических возбуждений, возможно рефлекторное влияние через n. sympathicus на

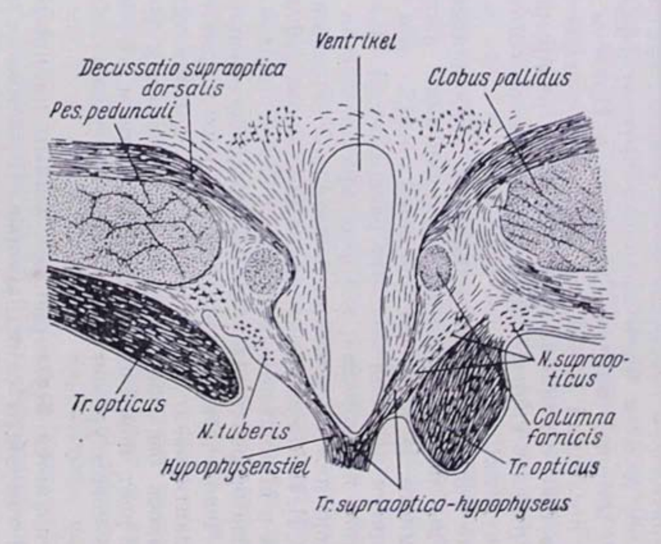


Рис. 46. Косой фронтальный срез через область третьего желудочка и мозгового придатка. Tractus supraoptico-hypophyseus — пучок волокон, идущих к мозговому придатку. (По Гревингу).

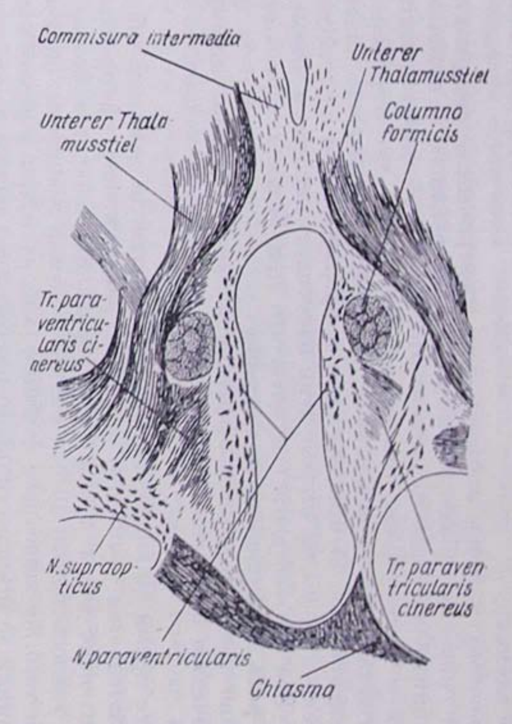


Рис. 47. Косой фронтальный срез в области третьего желудочка и перекреста зрительных нервов. Nucleus supraopticus — ядро, посылающее волокна к мозговому придатку. (По Гревингу).

зрительный прибор в той или иной части. Вполне мыслим механизм адреналинного воздействия на сетчатку глаза и на нервные центры, возможно воздействие питуитарных гормонов. Не исключена возможность целого ряда других факторов, которые остались еще невскрытыми и которые несомненно имеют место, как можно судить по рефлекторной анурии и по реакции моторно-денервированной мышцы.

Аналогичное явление наблюдали Волохов и Гершуни на слуховом аппарате. Изучая ход восстановления слуховой чувствительности после нанесения звукового раздражения определенного качества, силы и продолжительности, они испытывали, между прочим, влияние сильных болевых раздражений. Оказалось, что болевые раздражения значительно повышают слуховую чувствительность и ускоряют ход ее восстановления (рис. 48).

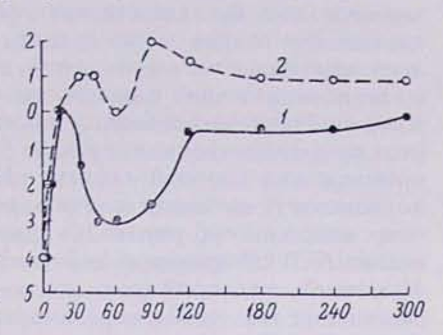


Рис. 48. Влияние болевого раздражителя на слуховую адаптацию. (По Волохову и Гершуни).

1 — кривая восстановления чувствительности уха к тону 1000 герц после 1-минутного воздействия звука (уровень ощущения 70 децибелл), *2* — то же после болевого раздражения. *По оси абсцисс* — время в секундах после прекращения воздействия звука, *по оси ординат* — относительные величины чувствительности в децибеллах.

Наконец, в последнее время (1936) Дурмишьян, испытывая пороговые концентрации растворов органических кислот, дающих ощущение кислого вкуса, обнаружил, что пороговые величины резко меняются под влиянием болевых раздражений кожи. Сначала в течение 1—2 минут пороговые величины оказывались повышенными (возбудимость падала), а затем в течение последующих 8—15 минут пороговые величины оказывались пониженными.

16. Резюмируя сегодняшнюю лекцию, я должен еще раз напомнить, что задача ее заключалась в том, чтобы показать, насколько многообразны и сложны те изменения в организме, которые возникают при таком простом явлении, как кратковременное раздражение болевого нерва. Этот материал, как мне кажется, должен послужить пониманию биологической роли болевых раздражений, которые мы обычно оцениваем только с точки зрения явлений, сигнализирующих вредоносное раздражение организма и вызывающих определенную защитную реакцию со стороны моторной системы. Дело всесторонней оценки оказывается гораздо сложнее, и весь этот материал может послужить объяснению хотя бы небольшой части тех сложных явлений, которые мы обозначаем словами «шоковое явление», словами «измененная возбудимость», «измененное отношение организма к тем или иным воздействиям» и которые характеризуют все те травматические случаи, которые нам приходится наблюдать как в мирной, так и в военной обстановке.

ЛЕКЦИЯ ПЯТНАДЦАТАЯ

О НЕРВНОМ И ГУМОРАЛЬНОМ МЕХАНИЗМАХ РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИЙ[1]

1. Противопоставление нервного и гуморального механизмов. — *2*. Параллелизм и взаимная связь обоих механизмов. — *3*. Нервная и гуморальная регуляции пищеварительного процесса (Гейденгайн, И. П. Павлов, Бейлис и Старлинг, Разенков, Орбели). Новые данные Нехорошева. — *4*. Мускулатура кишечника и ее регуляторный механизм. Новые данные Гиршберга и Воронина. — *5*. Нервная регуляция сер-

[1] Доклад на V Всесоюзном съезде физиологов. Июнь 1934 г.

В физиологии издавна борются два течения по вопросу о регуляции функций в организме.

Одно течение стремилось объяснить все явления в области взаимоотношения органов, взаимоотношения частей организма наличием жидкой среды, передвигающейся с места на место, переносящей отдельные химические агенты, химические раздражители и таким образом обеспечивающей как бы химическую корреляцию, химическое взаимодействие частей. Это старая точка зрения, которая еще недавно, в середине прошлого столетия, являлась почти господствующей если не в физиологии, то во всяком случае в патологии. Однако по мере развития наших знаний о нервной системе все больше и больше укреплялся другой взгляд, именно, что преимущественная роль в установлении взаимоотношений органов принадлежит нервной системе. И вот по каждому отдельному вопросу, по каждому частному случаю регуляции взаимоотношений вставал вопрос, какой способ управления, какой способ регуляции является действительно господствующим, действительно существующим в данном случае? Мы знаем ряд примеров, когда целыми годами десятки исследователей бились над тем, чтобы переспорить друг друга по вопросу о том, нужно ли признать в данном случае химическую связь, химическую регуляцию функций, или нервную. Эти два механизма почему-то противопоставлялись друг другу, и считалось необходимым принадлежать к одной или другой школе, держаться одной или другой точки зрения. Так называемые нервисты всеми силами старались доказать отсутствие химической регуляции, тогда как сторонники гуморальных взаимоотношений везде и всюду старались исключить роль нервных связей и нервных взаимоотношений.

Наше время характеризуется именно тем, что на каждом шагу обнаруживается параллельное участие обоих этих механизмов и, мало того, обнаруживается еще, что отделить их друг от друга совершенно невозможно. На каждом шагу мы наталкиваемся на взаимную связь этих двух регуляторных механизмов. Мы не знаем в настоящее время нервной регуляции, в которой не было бы замешано в той или иной степени, в той или иной форме участие гуморальных факторов, и мы не знаем гуморальных регуляций, которые не были бы связаны в большей или меньшей степени с регуляцией нервной.

Учение о химической корреляции и химической координации функций в его современном виде было впервые выдвинуто Бейлисом и Старлингом в связи с объяснением механизма секреторных процессов. А взаимная связь нервной и химической регуляций, взаимное перекрещивание и переплетение этих двух механизмов было выдвинуто в связи с изучением функций надпочечника, когда было доказано, что секреция адреналина осуществляется под влиянием симпатической нервной системы.

В настоящее время выясняется, что сама передача нервных влияний на тот или иной периферический орган осуществляется не иначе, как путем образования в рабочем органе тех или иных специфических химических агентов и как раз таких, с которыми приходится считаться на каждом шагу при оценке общей гуморальной регуляции (адреналиноподобные и ацетилхолиноподобные вещества).

Следовательно, мы можем говорить уже о двояком взаимодействии; выражается оно в том, что под влиянием нервной системы определенные

органы выделяют те или иные инкреты, те или иные продукты своей деятельности, бросают их в кровь и таким образом оказывают универсальное воздействие на весь организм; наряду с этим мы имеем случаи, когда под влиянием раздражения каждого отдельного нервного стволика в каждом отдельном органе возникают или во всяком случае появляются химические агенты того же порядка и того же качества, как и в первом случае, вызывающие на месте те или иные специальные эффекты.

Вопрос о химической координации и химической регуляции функций в организме впервые возник в связи с вопросами пищеварения. Особенно много уделялось внимания тому обстоятельству, что продукты, всасывающиеся из пищеварительного тракта, могут оказываться раздражителями для железистых элементов. Всосавшись из пищеварительного тракта, они разносятся кровью по различным частям организма и могут вызывать в железах возбуждающий эффект. Таким образом они обусловливают работу пищеварительных желез, связанную с пищеварительным актом.

Этой точки зрения придерживался Гейденгайн в отношении целого ряда пищеварительных желез, и именно этой точке зрения противопоставлялось учение о нервном механизме управления желудочными и поджелудочной железами, выдвинутое еще Бомоном и блестяще развитое и доказанное И. П. Павловым. Но в лаборатории И. П. Павлова впоследствии не только были подтверждены данные Бейлиса и Старлинга о существовании химической регуляции работы поджелудочной железы, но были обнаружены и совершенно бесспорные данные, касающиеся химической регуляции желудочных желез. В частности, в этом отношении следует указать на работы Разенкова, выполненные частью в лаборатории И. П. Павлова, а потом блестяще развитые в собственной лаборатории в Москве.

В этом же направлении удалось кое-что наблюдать и мне, хотя в несколько иной форме, чем в работах Разенкова. Именно, еще в годы первой мировой войны, разрабатывая в лаборатории И. П. Павлова вопрос о периодической деятельности пищеварительных желез, я и группа товарищей обнаружили любопытные взаимоотношения. Мы нашли, что периодическая деятельность кишечных желез, так регулярно, так правильно протекающая, чрезвычайно трудно поддается анализу с точки зрения механизма ее возникновения. За 4 года нами был накоплен большой материал, свидетельствующий о том, что невозможно приостановить эту периодическую деятельность путем перерезки различных отделов нервной системы.

Наши опыты были сделаны главным образом на изолированной кишечной петле, на которой совершенно отчетливо протекала периодическая деятельность кишечных желез. В этих опытах мы производили перерезку различных частей нервной системы: перерезали блуждающие нервы, чревные нервы, перерезали одновременно и те и другие, денервировали кишечную петлю, но тем не менее периодическая деятельность ее не исчезла. Правда, имели место некоторые нарушения четкости периодики, укорочение или удлинение периодов покоя и периодов работы, но остановки периодической деятельности мы никогда не наблюдали. Однако в этой периодической деятельности безусловно должна быть замешана каким-то образом нервная система, потому что периодическая деятельность кишечной петли полностью прекращается, если вводить небольшие дозы атропина (Крестовников).

Наряду с этим в отношении периодической двигательной работы желудка нами было обнаружено, что перерезка блуждающих нервов ведет к полному прекращению этой периодики. До регенерации блуждающих нервов, до восстановления их полной функциональной способности (а на

это требуется, как показала работа Тетяевой, больше двух лет) эта периодическая деятельность не наблюдается.

В данном случае мы видим, что один и тот же по существу процесс, процесс периодической деятельности, охватывающий желудочную и кишечную мускулатуру, поджелудочную и кишечные железы, координированно протекает во всем пищеварительном тракте, хотя управляется различными механизмами: периодическая деятельность мускулатуры желудка управляется нервной системой и исчезает при перерезке блуждающих нервов, тогда как периодическая, синхронно протекающая деятельность кишечных желез есть процесс, независимый от центральной нервной системы, имеющий какой-то периферический автоматизм, но вместе с тем связанный с нервной системой, потому что ликвидируется при введении атропина.

Это обстоятельство дало мне основание еще в 1918 г. говорить о наличии в данном случае двойного смешанного нервно-гуморального механизма. К такому толкованию, к допущению двойного нервно-гуморального механизма, я имел склонность уже со времени первой моей работы, в которой мне пришлось встретиться с таким явлением, что после перерезки блуждающих нервов химические агенты, как например экстрактивные вещества мяса, вызывали секрецию желудочных желез, которая парализовалась атропином. Таким образом, нужно было допустить, что какие-то химические агенты (в то время учения о пилорическом секретине еще не было) действуют на периферии, но не непосредственно на железистые клетки, а на периферический нервный прибор. Приблизительно в то время появилась работа Бейлиса и Старлинга относительно поджелудочного секретина, и в своей работе я ссылался на их данные, противопоставляя механизм поджелудочного секретина механизму влияния химических агентов на желудочные железы.

В более поздних работах мы снова встретились с тем, что такое сложное комплексное проявление деятельности, как периодическая деятельность пищеварительного канала, имеет несколько механизмов, каким-то образом друг с другом взаимодействующих и дающих в конце концов ту картину, которую мы наблюдаем. С одной стороны, обнаружились несомненные количественные отклонения при устранении нервных связей, а с другой стороны, было установлено, что периодическую деятельность можно наблюдать в изолированном органе в условиях пребывания его в рингеровском растворе (Нехорошев).

В настоящее время мы подходим к изучению периодической деятельности пищеварительных желез уже с совершенно новой точки зрения, с точки зрения других центральных регулирующих механизмов. В последнее время мы наблюдали, что эта периодическая деятельность кишечной мускулатуры претерпевает коренные изменения при таком воздействии, как экстирпация мозжечка. Мозжечок, который мы привыкли связывать по преимуществу с моторной деятельностью скелетной мускулатуры, как оказывается на основании литературных данных и на основании наших работ, имеет тесное отношение и к вегетативным функциям, стоит в какой-то связи с вегетативной нервной системой.

Таким образом, мы подходим к установлению чрезвычайно сложной цепи взаимоотношений. Мы не утверждаем сейчас, что мозжечок должен обязательно непосредственно влиять на пищеварительные органы или другие органы вегетативных функций. Мы только можем утверждать, что как при раздражении мозжечка, так и после его экстирпации наступает ряд изменений в организме, которые тем или иным способом оказывают влияние на вегетативные функции.

Переходя к вопросу о деятельности гладкой мускулатуры, я хотел бы обратить внимание на чрезвычайно любопытные регуляторные отношения, которые нам удалось обнаружить в отношении поведения гладкой мускулатуры в организме. В последние десятилетия Шеррингтоном совершенно твердо установлено, что скелетная мускулатура может проявить две различные формы тонической деятельности — тонус пластический и тонус контрактильный. Пластический тонус характеризуется как состояние, при котором мускулатура оказывает малое противодействие внешним деформирующим усилиям и вместе с тем не исправляет созданной деформации. При наличии резко выраженного пластического тонуса мы можем получить картину, которая характеризуется как каталептоидное состояние. Мы получаем картину легкой податливости конечностей и фиксации их во всяком вновь приданном положении.

Наряду с этим мы встречаем контрактильный тонус, который выражается в том, что вся мускулатура в максимальной степени проявляет упругие свойства; мы можем сравнивать мускулатуру, находящуюся в состоянии максимального контрактильного тонуса, с упругим телом. При внешних деформирующих усилиях мускулатура оказывает резкое противодействие: нужно затратить большую силу, выполнить большую работу, производя пассивные движения конечностей. По прекращении внешних деформирующих усилий конечности возвращаются в исходное положение. Мускулатура стремится тотчас же выровнять произведенную деформацию. В обоих случаях речь идет о влиянии, которое вызывается проприоцептивной системой и которое ведет к двоякому проявлению тонической деятельности.

Как теперь установлено, расчленение тонической деятельности может быть допущено также в отношении гладкой мускулатуры пищеварительного канала. Работая с выведенной под кожу по способу И. П. Павлова кишечной петлей, Гиршберг несколько лет тому назад в моей лаборатории обнаружил, что кишечная петля показывает различные степени и формы тонуса: то она сужена, то она сравнительно широка, то очень дрябла, то она плотна, как хрящ; особенно резкие и интересные явления наступали, когда было применено отравление физостигмином и атропином. Под влиянием физостигмина получалось чрезвычайное уплотнение кишечной трубки. Кишечная петля уменьшалась в диаметре, принимала диаметр мизинца, становилась плотной, как хрящ. После дачи атропина наблюдалась обратная картина — петля оказывалась расширенной, вялой, дряблой, при ощупывании имела тестообразную консистенцию, легко деформировалась и застывала в том положении, которое ей придавали. Можно было из этой кишечной петли лепить различные фигуры, буквально как из воска.

Мы с Гиршбергом стали на ту точку зрения, что гладкая мускулатура кишечника может также обнаружить пластический тонус, каким характеризуется скелетная мускулатура, но этот пластический тонус требует для своего возникновения специальных условий, например отравления атропином, тогда как для резкого контрактильного тонуса требуется отравление физостигмином.

После того как эта работа была выполнена, мы нашли старые литературные указания: оказалось, что это факт не новый, подобные же явления наблюдал раньше Пауль Шульц.

При изучении последствий экстирпации мозжечка мы встретились с любопытным явлением. Воронин в моей лаборатории обнаружил, что после экстирпации мозжечка в выведенной под кожу кишечной петле имеют место такие же отношения, как при отравлении атропином. Но

если при отравлении атропином пластичность кишки держится только в течение $2^1/_2$—3 часов, то после экстирпации мозжечка эта картина наблюдается в течение полутора-двух месяцев. В течение этого времени отсутствует периодическая деятельность кишечной петли. Петля находится в состоянии пластического тонуса. Экстирпация мозжечка дает такие же результаты, как введение атропина, т. е. нужно либо допустить вмешательство химического нарушения в организме, либо допустить такое же действие экстирпации мозжечка, какое дает атропинизация, т. е. временное выключение влияния блуждающих нервов. Сопоставляя это с тем обстоятельством, что мы при экстирпации мозжечка наблюдаем чрезвычайное превалирование функций симпатической нервной системы, можно сказать, что здесь речь идет, может быть, о нарушении баланса между этими двумя системами.

Область нервно-гуморальной регуляции в системе кровообращения является, может быть, наиболее изученной. Очень большое число работ касается сосудистой системы, сердца, и в этой области добавить что-нибудь существенно новое, конечно, особенно трудно.

Со времени классических работ И. П. Павлова и Гаскелла установилась точка зрения на центробежные нервы сердца как на регуляторы основных функциональных свойств сердечной мышцы. До этих работ просто говорили об ускоряющих, замедляющих, усиливающих и ослабляющих влияниях. Гаскелл же и И. П. Павлов говорили, что это усиление и учащение ритма есть только проявление изменившегося функционального состояния органа. Это учение, блестяще развитое затем Энгельманом, привело к тому, что в настоящее время говорят о целом ряде влияний на сердце — инотропном, хронотропном, батмотропном, дромотропном и тонотропном положительных и отрицательных влияниях. Позднее было обнаружено, что эти влияния могут быть осуществлены не только центробежными нервами сердца, но и определенными химическими агентами, циркулирующими в крови и действующими на организм: холиноподобные вещества вызывают эффект блуждающего нерва, адреналиноподобные — эффект симпатических нервов.

Перед нами встал вопрос об интимном механизме этих влияний. Необходимо было выяснить, в чем заключаются эти изменения функциональных свойств, на чем они основываются. Надо сказать, что и И. П. Павлов, и Гаскелл с удивительно постоянным параллелизмом высказывали одновременно одни и те же мысли, одни и те же соображения. Как в 1886 г. они оба одновременно и независимо друг от друга высказывались за то, что центробежным нервам сердца принадлежит способность регуляции основных функциональных свойств сердечной мышцы, точно так же в 1920 г. оба одновременно и опять-таки независимо друг от друга высказали положение, что эта регуляция функциональных свойств должна рассматриваться как трофическая функция, что это регуляция интимного обмена и что в связи с последним уже наступает изменение функциональных свойств.

Сейчас мы стоим перед вопросом: на чем основано влияние центробежных нервов сердца, а также и влияние тех гормонов, которые действуют аналогично и которые, по представлениям нынешнего десятилетия, являются посредниками передачи влияний с нерва на сердечную мышцу? Действительно ли это трофическое влияние или такое допущение ни на чем не основано? Гаскеллу принадлежит заслуга установления того факта, что под влиянием раздражения блуждающего нерва происходит положительное отклонение потенциала в сердечной мышце, но это утверждение, установленное Гаскеллом еще в прошлом столетии, не было под-

тверждено рядом других исследователей. Только одному Самойлову удалось значительно позже, через десятки лет, подыскать такую методику, которая позволила ему снова прийти к признанию положительного колебания в сердечной мышце под влиянием блуждающего нерва. Но и эти данные Самойлова как-то не являются общепризнанными.

Нам было, конечно, чрезвычайно важно в связи с ходом наших исследований проверить этот вопрос, и я рад возможности указать, что молодой сотруднице моей Михалевой удалось установить в высшей степени важные данные. Во-первых, ей удалось внести существенную поправку в те данные, которые имелись в области хронаксиметрии сердечной мышцы. Как известно, по этому вопросу в литературе имеются указания, которые не совпадают с нашими обычными физиологическими представлениями. Именно, Анри Фредерик утверждает, что раздражение блуждающих нервов сопровождается укорочением хронаксии сердца, тогда как раздражение симпатических нервов сопровождается удлинением хронаксии сердца. Эти явления трудно понять с точки зрения наших обычных физиологических представлений, потому что действие симпатических нервов характеризуется повышением возбудимости или, может быть, лабильности, как об этом можно судить по ритму сердечной деятельности и по скорости распространения процессов возбуждения сердечной мышцы. Блуждающие же нервы дают обратную картину.

Явилось предположение, что все эти особенности объясняются тем, что Фредерик работал в условиях бьющегося сердца и раздражал смешанный вагосимпатический нерв. Михалева измеряла хронаксию сердца и ее изменения под влиянием блуждающего и симпатического нервов в условиях полной остановки сердца, вызванной такими малыми дозами хлоралгидрата, которые выключают автоматизм сердечной деятельности, но не затрагивают иннервационного аппарата.

Выяснилось, что никаких отклонений от обычных физиологических правил и от установившихся в науке воззрений на хронаксию со стороны сердечной мышцы не обнаруживается. Блуждающий нерв вызывает удлинение хронаксии сердца, а симпатический — укорочение. Таким образом, явления укладываются в те обычные рамки и представления, которые у нас сложились на основании всего остального физиологического материала. В дальнейшем Алексанян и Михалева перешли к выявлению механизма влияния блуждающих нервов. Им удалось получить очень важные данные, свидетельствующие о том, что под влиянием этих нервов в сердечной мышце происходят изменения электропроводности того же рода, как под влиянием симпатических нервов в скелетной мускулатуре, в коже, в железах и т. д., т. е. мы имеем здесь дело с какими-то существенными изменениями основного физического и коллоидно-химического состояния тканей, которые сопровождаются изменением функциональных свойств. Сопоставляя все наши данные, касающиеся симпатической иннервации скелетной мускулатуры, симпатической и парасимпатической иннервации сердца, можно в настоящее время утверждать, что этот интимный механизм влияния нервной системы, а следовательно, и интимный механизм влияния симпатических и парасимпатических гормонов должен рассматриваться как трофический по существу механизм, изменяющий основные функциональные свойства ткани в результате изменения исходного физико-химического, коллоидно-химического и физического состояния органа.

Как же осуществляется включение этих нервных и гуморальных механизмов? Хорошо известна старая, давно уже возникшая в науке точка зрения по вопросу об автоматизме периферическом и автоматизме цен-

30*

тральном. Мы привыкли считаться с тем, что определенный химический состав крови, определенные физические свойства крови, температура крови и т. д. являются раздражителями для центральных очагов нервной системы, и таким образом осуществляется так называемый центральный автоматизм. Мы его рассматриваем как действие химических агентов на нервные центры. Но этой точке зрения опять противопоставляется рефлекторная точка зрения. Достаточно вспомнить старую борьбу учений об автоматическо-химической регуляции дыхания и о периферической рефлекторной регуляции. Вопрос в свое время разрешился в пользу признания обоих механизмов и параллельного их существования, но сейчас автоматизм опять подвергается сомнению и высказывается точка зрения, что даже действие углекислоты на дыхательную функцию является не результатом раздражающего действия углекислоты на дыхательный центр, а результатом раздражения рецепторов сосудистой стенки в области каротидного синуса. Мы должны во всяком случае считаться с тем фактом, что определенным химическим раздражителям, циркулирующим в крови и действующим регуляторно, приходится приписывать рефлекторный механизм влияния.

Но мы наталкиваемся на взаимодействие нервных и гуморальных регуляций еще в другой форме. Обратимся к чистым воздействиям заведомо афферентных нервов в случаях, когда мы непосредственно раздражаем афферентный нерв. Мы привыкли до недавнего времени говорить только о рефлексах на тот орган, которым мы занимаемся. Если мы занимаемся сердцем, раздражаем центральный конец афферентного нерва и получаем изменение сердечной деятельности, мы привыкли рассматривать это как непосредственный рефлекс на сердце, и в большом числе случаев так оно и оказывается. Хорошо известно, что все учение Энгельмана о батмотропных, об инотропных и других влияниях на сердце было построено на основании раздражения чувствительных нервов различных частей тела, как результат рефлекторных изменений сердечной деятельности. Во всяком случае человек работал десятки лет, раздражая чувствительные нервы или периферические рецепторы, наблюдал изменения сердечной деятельности и считал, что это есть непосредственный рефлекс на сердце через специальные нервные провода. Сейчас никому не придет в голову сомневаться в существовании тех нервных проводов, по которым эти влияния непосредственно на сердце передаются, никому не придет в голову сомневаться в том, что такие непосредственные рефлексы на сердце существуют. Но оказывается, что этим дело не исчерпывается. Мы знаем теперь совершенно развитое учение о рефлексе на секрецию адреналина, мы наталкиваемся на факты, говорящие о рефлекторной секреции питуитарных гормонов, гормонов щитовидной и всех других желез внутренней секреции.

Мы убеждаемся в том, что ни один рефлекторный акт в целом, неповрежденном организме не может быть правильно изучен или не может быть правильно оценен, если не принять во внимание то обстоятельство, что наряду с ним происходит рефлекс на все другие органы, что не только один орган, изучаемый нами, подвергается рефлекторному воздействию, но и целый ряд других органов, в частности органов внутренней секреции, которые в конце концов косвенно, вторично вызывают изменения в изучаемом нами органе. Это обстоятельство является в высшей степени важным, и в настоящее время, когда перед нами так широко развернулась проблема изучения трофических влияний, мы сознательно подходим к оценке тех трудностей, которые возникли с самого начала в этом серьезном вопросе.

Учение о трофических влияниях нервной системы возникло впервые на основании чрезвычайно ценных и интересных клинических наблюдений. Имея дело с разнообразными трофическими расстройствами целого организма, клиницисты пришли к мысли о том, что нужно допустить существование специальной трофической иннервации. Они допустили существование нервных проводов, которые непосредственно регулируют питание ткани, но когда дело дошло до специальных исследований, когда обратились к тщательному физиологическому анализу этих явлений, произошла, к сожалению, та роковая ошибка, которая происходит часто при уточнении и углублении изучения, может быть, неизбежная ошибка: именно, анализируя все явления, которые тут имеют место, натолкнулись на сосудодвигательные явления, на участие чувствительных нарушений, на участие микробов, на участие всяких химических нарушений питания, и в конце концов за всей этой массой чрезвычайно существенных и резких сдвигов увидеть роль трофических нервов и трофических волокон оказалось совершенно невозможным. В результате этого явилось полное отрицание трофической иннервации, исключение на десятки лет права для физиологов и патологов даже говорить о трофической нервной системе, потому что все те огромные сдвиги, которые происходят параллельно с действием трофических нервов, настолько велики и сильны, что затемняют картину. Вот тут-то и выяснилась необходимость изоляции органа, применения совершенно точных физических и химических методов исследования в отношении отдельных тканей и органов, для того чтобы выяснить вопрос о существовании трофической иннервации, выделить его из всей суммы явлений. Однако теперь, когда мы уверены в том, что такое влияние существует, мы должны предостеречь от увлечения этим делом, чтобы не запутать себя в обратном направлении. А обратное заключение делается такое, что, раз доказано существование трофической нервной системы, которая может в изолированной ткани вызвать физико-химические сдвиги, изменения питания, а в связи с этим изменения функционального состояния органа, то значит на все остальное можно закрыть глаза.

Это совершенно неверно. Когда речь идет о целом организме, тогда трофические влияния составляют только один из механизмов: его нужно учитывать, но, кроме него, нужно считаться с целым рядом других механизмов. И в этом отношении особенно ценные результаты получаются тогда, когда мы пробуем оценить все эффекты какого-нибудь одного воздействия на организм. Возьмите воздействие на организм одного какого-нибудь чувствительного нервного стволика при обычном физиологическом раздражении, и оказывается, что нет границ этому воздействию: буквально все в организме оказывается перевернутым, все оказывается измененным, нарушенным качественно и количественно, и в совокупности складывается какая-то новая картина. Совершенно ясно, что приписывать все одной трофической нервной системе является такой же грубой ошибкой, как на основе существования других механизмов отрицать существование трофической нервной системы.

Еще в одном пункте нервные и гуморальные влияния особенно отчетливо выступают и взаимодействуют. К изучению функции периферических нервных стволов мы привыкли подходить, учитывая только процесс возбуждения, причем под возбуждением мы подразумеваем тот своеобразный, распространяющийся вдоль нервного волокна процесс, который сопровождается типичными, всем известными колебаниями потенциала. И вот, этот нервный процесс, это проведение возбуждения по нерву мы и рассматриваем как единственную функцию нерва. Но мы

упускаем из виду, что нервная клетка есть клетка, живущая хотя и своеобразной, но в общем такой же жизнью, как и все другие клеточные элементы организма. И если мы считаемся с обменом веществ в каждой отдельной клетке той или другой ткани, то мы должны считаться и с обменом веществ нервной клетки. Мы должны помнить, что нервное волокно тянется на протяжении целых метров, что нервное волокно на периферии представляет собою отросток той же протоплазмы, из которой состоит тело нервной клетки, и питание этого отростка находится в самой непосредственной зависимости от тела нервной клетки. Достаточно прервать связь между клеткой и волокном, для того чтобы нервное волокно дегенерировало. На его месте начинается регенерация нового волокна только путем врастания осевого цилиндра со стороны клеточного тела. Для того чтобы нервное волокно регенерировало, требуется непременно наличие шванновских оболочек, но и сами клетки шванновской оболочки в процессе дегенерации и регенерации нерва претерпевают своеобразные изменения. Достаточно перерезать нерв, и шванновские клетки меняют свою форму и структуру, приходят в так называемое латентное состояние и замирают. Но если приблизить центральный отросток нервного волокна и создать возможность прорастания нового осевого цилиндра, шванновские клетки снова приходят в активное состояние и начинают нормально функционировать.

Это обстоятельство свидетельствует о том, что между элементами шванновской оболочки и осевым цилиндром нерва существуют какие-то интимные взаимоотношения, несомненно гуморальные, несомненно химические, основанные на какой-то непосредственной передаче этих влияний, которые почему-то нигде, за исключением чисто морфологической литературы, не встречают достаточного внимания и не оцениваются с теоретической точки зрения.

В заключение я должен высказать удовлетворение и радость по поводу того, что нам сейчас приходится переживать счастливый момент в физиологии. Мы привыкли часто говорить о кризисе в разных отделах научного знания. Но в данном случае, я думаю, мы стоим не перед кризисом, а наоборот — мы вышли из того тупика, который создавался противопоставлением нервного механизма регуляции механизму химическому. Мы приходим к выводу, что эти два механизма не только не исключают друг друга, что они не только существуют параллельно, но они существуют в виде строго уравновешенной, координированной, взаимодействующей системы регуляционных механизмов, и нет той границы, которую можно было бы провести между регуляцией нервной и гуморальной.

Литература

Алексанян А. М. (1935). Влияние n. sympathici на электрические свойства кожи лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 456.

Алексанян А. М. (1937). Влияние n. sympathici на электрические свойства кожи лягушки. Дисс. Л.

Алексанян А. М. и О. А. Михалева. (1935). О влиянии центробежных нервов на электрические свойства сердечной мышцы у лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 18, стр. 889.

Андреев А. М., А. А. Волохов и Г. В. Гершуни. (1934). Об электрической возбудимости органа слуха. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 546.

Андреев А. М., А. А. Волохов, Г. В. Гершуни. (1935). Об электрической возбудимости органа слуха. О воздействии переменных токов на пораженный слуховой прибор. Физиол. журн. СССР, т. 18, стр. 250.

Асратян Э. А. (1930). Влияние экстирпации верхних шейных симпатических узлов на пищевые условные рефлексы. Арх. биол. наук, т. 30, № 2, стр. 243.

Асратян Э. А. (1933). Рефлекторные колебания кожных потенциалов у лягушки и анализ участия в них вегетативной и соматической нервной системы. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 363.
Асратян Э. А. (1934). Влияние симпатической нервной системы на условнорефлекторную деятельность собаки. Матер. V Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. и автореф., М.—Л., стр. 63.
(Бабкин Б. П.) Babkin B. P. (1913а). Die Arbeit der Speicheldrüsen beim Hunde nach Entfernung des Ganglion cervicale superior sympathici. Pflüg. Arch., Bd. 149, № 9—10, S. 521.
(Бабкин Б. П.) Babkin B. P. (1913б). Sekretorische und vasomotorische Erscheinungen in den Speicheldrüsen. Pflüg. Arch., Bd. 149, № 9—10, S. 497.
Барсегян Р. О. (1936). Влияние адреналина на ритмическую деятельность m. sartorii. Физиол. журн. СССР, т. 20, стр. 321.
Барышников И. А. (1937). Сравнительное изучение действия анабазина и никотина на вегетативную нервную систему. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 63.
Барышников И. А. (1946). Влияние экстирпации мозжечка на газообмен. Физиол. журн. СССР, т. 32, стр. 213.
(Беритов И. С.) Beritoff I. S. (1913). Die Strychninvergiftung als Methode zur Erforschung der Koordinierenden Tätigkeit des Rückenmarks. Folia neurobiol., v. 7, S. 187—201.
Болотов В. А. (1919). О задерживающих центрах Сеченова. Русск. физиол. журн., т. 2, стр. 36—68.
Борсук В. Н., Н. А. Вержбинская, Е. М. Крепс и В. В. Стрельцов. (1934). О влиянии раздражения симпатикуса на химический состав и физико-химические свойства скелетной мышцы. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 474.
Бресткин М. П. (1928). Влияние различных наркозов и отравления на сосудодвигательные рефлексы. Тр. III Всесоюзн. съезда физиол., стр. 256.
Бресткин М. П. (1936). К вопросу о механизме задерживающего действия мышечной работы и болевого раздражения на секрецию желудочных желез. Физиол. журн. СССР, т. 20, стр. 790.
Бресткин М. П., Я. В. Лавочкин. (1937). Роль симпатической нервной системы в явлении défense musculaire. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 12.
Василенко Ф. Д. (1930). Материалы к фармакологии симпатических нервов сердца. Арх. биол. наук, т. 30, стр. 411.
Вацадзе Г. С. (1926). О симпатической иннервации скелетной мышцы. Журн. экспер. биол. и мед., т. 8, стр. 189.
Введенский Н. Е. (1884). Телефонические исследования над электрическими явлениями в мышцах и нервах. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 15, стр. 37.
Введенский Н. Е. (1901). Возбуждение, торможение и наркоз. СПб.
(Вержбинская Н. А., В. В. Стрельцов) Werjbinsky N. u. W. Strelzow. (1931). Zur Frage über die chemische Dynamik des Zentralen Nervensystems. Ber. d. ges. rus. Physiol., Bd. 5, S. 40.
Волохов А. А. (1930). О функциональной реституции регенерирующих нервов на фоне односторонней симпатэктомии. Арх. биол. наук, т. 30, стр. 389.
Волохов А. А. (1933). О влиянии промежуточного мозга на кожные потенциалы у лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 344.
Волохов А. А. и Г. В. Гершуни. (1933). О центральной симпатической регуляции деятельности нервно-мышечного прибора. Сообщ. III. О влиянии симпатической системы на хронаксию нерва. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 131.
Волохов А. А. и Г. В. Гершуни. (1934). Об электрической возбудимости органа слуха. О воздействии переменных токов на непораженный слуховой прибор. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 1259.
Волохов А. А. и Г. В. Гершуни. (1935а). О влиянии симпатической нервной системы на хронаксию нерва и мышцы в условиях утомления. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 1004.
Волохов А. А. и Г. В. Гершуни. (1935б). О рефрактерности слухового прибора. Физиол. журн. СССР, т. 18, стр. 523.
Волохов А. А. и Г. В. Гершуни. (1937). О влиянии болевых раздражений на восстановление чувствительности в органе слуха. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 9.
Волохов А. А., Г. В. Гершуни, Л. Т. Загорулько, А. В. Лебединский. (1935). Изменения электрической возбудимости зрительного прибора во время темновой адаптации. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 1115.
Волохов А. А., Г. В. Гершуни и А. В. Лебединский. (1934). Об электрическом раздражении органа слуха. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 168.
Воробьев А. М. (1934). О роли симпатической нервной системы в изменении хро-

наксии двигательного нерва при аноксемии. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 1337.
Воронин Л. Г. (1934). Влияние экстирпации мозжечка на двигательную функцию кишечника. Матер. V Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. и автореф., М.—Л., стр. 85.
Воронин Л. Г. (1938). Новые материалы к вопросу о моторной деятельности кишечника и о механизме ее регуляции. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 3.
Воронин Л. Г. и А. М. Зимкина. (1938). Влияние электрического раздражения мозжечка на двигательную функцию кишечника. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 75.
Галицкая Н. А. (1938). Роль надпочечника в регуляции деятельности почки той же стороны. Сообщ. III. К вопросу о механизме рефлекторной анурии. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 223.
Галицкая Н. А. и Н. И. Михельсон. (1937). Роль ацетилхолина в возникновении эффектов болевых раздражений. (Рефлекторная анурия). 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 5.
Гальперин С. И. (1929). К вопросу об участии блуждающих нервов в иннервации мочевого пузыря. Русск. физиол. журн., т. 12, стр. 29.
Гальперин С. И. и Л. А. Орбели. (1932). Материалы для выяснения зависимости между моторной иннервацией и тономоторным (псевдомоторным) феноменом Вюльпиана—Гейденгайна. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 459.
Гедевани Д. (1930а). О влиянии раздражения симпатической нервной системы на кривую утомления мышцы. Журн. экспер. биол. и мед., т. 13, № 39, стр. 28—34.
Гедевани Д. (1930б). О роли симпатической нервной системы в стрихнинных судорогах. Журн. экспер. биол. и мед., т. 13, № 39, стр. 35—41.
Гершуни Г. В. (1927). Наблюдения над прямой возбудимостью поперечнополосатой мышцы лягушки. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 393.
Гершуни Г. В. (1930а). Влияние симпатической нервной системы на прямую и непрямую возбудимость скелетной мышцы при механическом раздражении. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 129.
Гершуни Г. В. (1930б) О центральной симпатической регуляции деятельности нервно-мышечного прибора. Сообщ. I. Влияние раздражения промежуточного мозга на деятельность утомленной мышцы у лягушки. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 667.
Гершуни Г. В. (1930в). О центральной симпатической регуляции деятельности нервно-мышечного прибора. Сообщ. II. О симпатических рефлексах. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 680.
Гершуни Г. В. и Л. А. Орбели. (1932). О влиянии йохимбина на тономоторные явления в мускулатуре языка. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 467.
Гершуни Г. В. и А. Т. Худорожева. (1930). О влиянии симпатикотомии на функциональные свойства скелетной мышцы лягушки. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 408.
Гинецинский А. Г. (1923). Влияние симпатической нервной системы на функции поперечнополосатой мышцы. Русск. физиол. журн., т. 6, стр. 139.
Гинецинский А. Г. (1924). Участие симпатической системы в течении стрихнинных судорог. Русск. физиол. журн., т. 7, стр. 225.
Гинецинский А. Г. (1926а). Влияние n. sympathicus на концевую пластинку двигательного нерва. Русск. физиол. журн., т. 9, стр. 99.
Гинецинский А. Г. (1926б). Влияние симпатического нерва на функцию скелетной мышцы, утомляемой в анаэробных условиях. Русск. физиол. журн., т. 9, стр. 93.
Гинецинский А. Г. (1927). Центральная регуляция проведения возбуждения в концевом аппарате двигательного нерва. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 435.
Гинецинский А. Г., С. И. Гальперин и Л. Г. Лейбсон. (1930а). Влияние адреналина на кровоснабжение и газообмен работающей мышцы теплокровного животного. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 722.
Гинецинский А. Г., С. И. Гальперин и Л. Г. Лейбсон. (1930б). Потребление кислорода и кровоснабжение мышц теплокровного животного при утомлении. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 696.
Гинецинский А. Г. и Л. Г. Лейбсон. (1929). О нервной регуляции почечной деятельности. Сообщ. III. К вопросу о механизме рефлекторной анурии. Русск. физиол. журн., т. 12, стр. 159.
Гинецинский А. Г. и А. А. Линдберг. (1934). О влиянии алколоидов группы стрихнина на сердце лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 499.
Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон. (1935а). Электрическая реакция во время пессимального сокращения мышцы. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 968.

Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон. (1935б). Электрические явления при непрямом раздражении мышцы, отравленной кураре. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 980.

Гинецинский А. Г. и Н. И. Михельсон. (1937). О гуморальной передаче возбуждения в концевом аппарате соматического двигательного нерва. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 55.

Гинецинский А. Г., Н. П. Нехорошев, М. Б. Тетяева. (1927). Влияние симпатического нерва на функцию скелетных мышц теплокровного животного. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 483.

Гинецинский А. Г. и Л. А. Орбели. (1927). Влияние раздражения симпатических и бульбарных волокон n. hypoglossi на моторные явления в языке собаки. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 55.

Гиршберг Л. С. (1927). Новые материалы к вопросу о периодической двигательной деятельности кишечного тракта. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 497.

(Голант-Ратнер Р. Я.) Golant-Ratner R. (1925а). Zur Frage der Bedeutung des Sympathicus für den tetanischen Krampf. Klin. Wochenschr., Bd. 4, S. 1549.

(Голант-Ратнер Р. Я.) Golant-Ratner R. (1925б). Zur Frage der vegetativen Innervation der quergestreiften Muskulatur. Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatr., Bd. 100, S. 91.

(Голант-Ратнер Р. Я.) Golant-Ratner R. (1925в). Einige Beobachtungen über die galvanische Erregbarkeit des neuromuskulären Apparates zugleich ein Beitrag zur Pathogenese des Ulnarisphänomens und des Chvostekschen Symptoms. Ztschr. f. d. ges. exper. Med., Bd. 517, S. 225.

(Голант-Ратнер Р. Я. и Я. Ратнер) Golant-Ratner R. u. J. Ratner, (1924). Galvanische Erregbarkeit des neuromuskulären Apparates und Asymmetrie der vegetativen Innervation. Klin. Wochenschr., Bd. 3, S. 1666.

Гоциридзе А. (1929). Имеет ли значение симпатическая система в происхождении так называемого сеченовского торможения. Журн. экспер. мед., т. 2, стр. 7.

Данилов А. А. (1934а). К вопросу о влиянии болевого раздражения на работу почек. Матер. V Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. и автореф., М.—Л., стр. 86.

Данилов А. А. (1934б). К вопросу о влиянии hypophysis cerebri на водно-солевой обмен. Сообщ. I—III. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 17, стр. 83.

Данилов А. А. (1937). Новые данные к физиологии придатка мозга. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 13.

Дионесов С. М. (1936). Влияние болевого раздражения кожи на секреторную деятельность изолированного желудочка собаки. Физиол. журн. СССР, т. 20, стр. 792.

Дионесов С. М. (1937). Об участии продуктов инкреторных желез в регуляции желудочной секреции при «болевом» раздражении. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 15.

Дионесов С. М., Л. Т. Загорулько, А. В. Лебединский. (1934). О взаимоотношении между центральным и периферическим зрением. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 560.

Дионесов С. М., Л. Т. Загорулько, А. В. Лебединский, Я. П. Турцаев. (1933). Влияние физической нагрузки на адаптацию глаза к темноте. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 733.

Дионесов С. М., А. В. Лебединский, Я. П. Турцаев. (1934). О влиянии рефлекторных (холодовых) раздражений на чувствительность темноадаптированного глаза к свету. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 23.

Дурмишьян М. Г. (1937а). Влияние боли на пороговые величины вкусовых ощущений. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 8.

Дурмишьян М. Г. (1937б). О механизмах возникновения вазомоторных эффектов. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 6.

Дурмишьян М. Г. и Я. А. Эголинский. (1938). Взаимоотношение между лимфообразованием и мочеотделением. Сообщ. III. Влияние перерезки и раздражения блуждающих нервов на лимфообразование, мочеотделение и хлориды лимфы, крови и мочи. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 175.

Зеленый Г. П. (1912). Собака без полушарий большого мозга. Тр. Общ. русск. врачей в СПб., т. 79, стр. 147.

Зимкина А. М. и А. А. Михельсон. (1934). Влияние раздражения мозжечка на прессорные и депрессорные рефлексы. Матер. V Всесоюзн. съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. и автореф., М.—Л., стр. 86.

Зимкина А. М. и А. А. Михельсон. (1938). Влияние раздражения мозжечка на течение сосудистых рефлексов у нормальных и децеребрированных кошек. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 139.

Зимкина А. М., А. А. Михельсон, Я. А. Эголинский. (1938). Взаимоотношение между лимфообразованием и мочеотделением. Сообщ. I. Влияние экстрактов задней доли гипофиза на лимфообразование, мочеотделение и содержание хлоридов в лимфе, крови и моче. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 149.

Зимкина А. М. и Л. А. Орбели. (1932). Эффекты раздражения мозжечка. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 557.

Зимкина А. М., М. А. Панкратов. (1938). Об участии симпатической нервной системы в осуществлении пластического тонуса. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 245.

(Касумов Н.) Kasumov N. (1933). Experimentelle und Klinische Untersuchungen über den Tonus der quergestreiften Muskulatur im Hinblick auf operative Eingriffe am sympathischen Nervensystem bei spastischer Paralyse. Arch. f. klin. Chirurgie, Bd. 175, S. 216.

Кашкай М. Д. (1938). Влияние изменения температуры на функцию вегетативных нервных волокон сердца. Сообщ. I. Влияние повышенной температуры на функцию сердечного симпатического нерва. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 309.

Киссель З. М. (1923). О непосредственной регуляции деятельности почек со стороны одноименных надпочечников. Русск. физиол. журн., т. 5, стр. 295.

Клаас Ю. А. (1937). Возбудимость нервно-мышечного прибора в процессе развития (онтогенеза). 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 53.

Конради Г. П. и М. Я. Михельсон. (1935). Химические факторы нервного возбуждения. Усп. совр. биол., т. 4, стр. 171.

Крестовников А. Н. (1927). Влияние симпатического нерва на окислительные процессы в мышце. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 13, стр. 155.

Крестовников А. Н. (1928а). Влияние шейного симпатического нерва на дыхательный центр. Мед. биол. журн., т. 1, стр. 17.

Крестовников А. Н. (1928б). О влиянии удаления части мозжечка на некоторые свойства поперечнополосатой мускулатуры. Русск. физиол. журн., т. 11, стр. 43.

Крестовников А. Н. и В. В. Савич. (1928). Влияние раздражения симпатического нерва на шее на вазомоторные центры. Мед. биол. журн., т. 1, стр. 3.

Кунстман К. И. (1928). Влияние односторонней симпатэктомии на рефлексы кожи и сухожилий у собаки. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 15, стр. 59.

Кунстман К. И. и Л. А. Орбели. (1924). О последствиях деафферентации задней конечности у собак. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 9, стр. 187.

Кунстман К. И. и Л. А. Орбели. (1932). К вопросу о механизме расстройств движения после оперативного удаления мозжечка у собак. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 549.

Кунстман К. И. и Л. А. Шендеров. (1932). Течение реакции перерождения при экспериментальном выключении различных компонентов периферической нервной системы. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 56.

Лаврентьев Б. И. (1933). К вопросу о симпатической иннервации поперечнополосатой мускулатуры и чувствительных нервных окончаний. Арх. биол. наук, т. 33, стр. 605.

Лебединский А. В. (1926). О влиянии симпатической иннервации на электропроводность поперечнополосатой мышечной ткани. Русск. физиол. журн., т. 9, стр. 183.

Лебединский А. В. (1933). К анализу влияния симпатического нерва на поперечнополосатую мышечную ткань. I. Исследование величины сопротивления и емкости поперечнополосатой мышцы. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 111.

Лебединский А. В. (1935). К динамике координационного акта в сензорной сфере. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 945.

Лебединский А. В. и Л. Т. Загорулько. (1933). Влияние облучения на спинномозговые рефлексы. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 472.

Лебединский А. В., Л. Т. Загорулько и Я. П. Турцаев. (1933). О влиянии болевого раздражения кожи на чувствительность к свету темноадаптированного глаза. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 740.

Лебединский А. В. и Н. И. Михельсон. (1934). О влиянии симпатической иннервации на упруго-вязкие свойства скелетной мышцы. Матер. V съезда физиол., биохим. и фармакол., Тез. и автореф., М.—Л., стр. 26.

(Лебединский А. В. и В. В. Стрельцов) Lebedinsky A. a. W. Strelzow. (1929). New data on the participation of the sympathetic nervous system in the tonus of skeletal muscles. Ber. d. ges. rus. Physiol., Bd. 3, S. 37.

(Лебединский А. В. и В. В. Стрельцов) Lebedinsky A. u. W. Strelzow. (1931). Zur Frage über den tonotropen Einfluss des Sympathicus auf die

quergestreifte Muskulatur. 3 u. 4 Mitt. Ber. d. ges. rus. Physiol., Bd. 5, S. 37.
Лейбсон Л. Г. (1924). К вопросу о непосредственной зависимости деятельности почек от одноименных надпочечников. Русск. физиол. журн., т. 7, стр. 153.
Лейбсон Л. Г. (1926). О нервной регуляции почечной деятельности. Сообщ. I. Влияние односторонней перерезки n. splanchnicus на деятельность соответствующей почки у собаки с раздельно выведенными мочеточниками. Русск. физиол. журн., т. 9, стр. 265.
Лейбсон Л. Г. (1927). О нервной регуляции почечной деятельности. Сообщ. II. Об условнорефлекторной анурии. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 179.
Леонтович А. В. (1926). Plexus nervosus autonomicus periphericus. Журн. экспер. биол. и мед., т. 9, стр. 5.
Лившиц Н. Н. (1937). Влияние экстирпации мозжечка на условные рефлексы у собаки. Дисс. Л.
Маевский В. Э. (1922). Об изменении сосудистой реакции в слюнной подчелюстной железе кошки под влиянием пилокарпина. Врачебн. дело, № 10—12, стр. 15.
(Майман Р. М.) Maiman R. M. (1930). Über die Zentren der Hypophysis cerebri. Experimentelle Untersuchung. Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychol., Bd. 129, S. 666.
Минковский М. А. (1925). Учение И. П. Павлова об условных рефлексах в связи с историей развития и локализацией функций в центральной нервной системе. Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова, Л., стр. 261.
(Минковский М.) Minkowski M. (1928). Neurobiologische Studien am menschlichen Fetus. Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, Bd. 513, S. 511.
Михалева О. А. (1935). Влияние центробежных нервов сердца (блуждающих и симпатических) на порог возбудимости и хронаксию сердечной мышцы. Физиол. журн. СССР, т. 18, стр. 548.
Михалева О. А. (1937). Влияние центробежных нервов на физические и функциональные свойства сердечной мышцы. Дисс. Л.
Михельсон А. А. (1937). Влияние раздражения шейного симпатического нерва на рефлексы с каротидного синуса. Сообщ. II. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 62.
Михельсон А. А. и Л. А. Орбели. (1937). Влияние раздражения шейного симпатического нерва на рефлексы с каротидного синуса. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 61.
Михельсон А. А. и В. В. Тихальская. (1933). Влияние электрического раздражения мозжечка на кровяное давление. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 466.
Михельсон Н. И. (1930). К вопросу о механизме эмоциональной анурии. Медико-биол. журн., в. 1—2, стр. 74.
Михельсон Н. И. (1935). Влияние анаэробиоза и отравления монойодацетатом на токи покоя скелетной мышцы. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 987.
Михельсон Н. И. (1937). О механизме рефлекторной анурии. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 185.
Михельсон Н. И. и Л. А. Орбели. (1937). Роль ацетилхолина в возникновении эффектов болевых раздражений. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 5.
Муликов А. И. (1929). Определение сроков регенерации прессорных и депрессорных нервных волокон в периферических нервах. Русск. физиол. журн., т. 12, стр. 145.
Некрасов П. А. (1927). К вопросу о симпатической иннервации поперечнополосатой мускулатуры. Гигиена труда, т. 11, стр. 15.
Орбели Л. А. (1923а). О механизме возникновения спинномозговых координаций. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6, стр. 202.
Орбели Л. А. (1923б). Симпатическая иннервация скелетной мускулатуры. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6, стр. 187.
Орбели Л. А. (1924). Новые данные по вопросу о симпатической иннервации поперечнополосатых мышц. Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова, Л., стр. 403.
Орбели Л. А. (1926). Новые данные в учении об автономной нервной системе. Усп. экспер. биол., сер. Б, т. 5, стр. 169.
Орбели Л. А. (1927). Об адаптационных явлениях в рефлекторном аппарате (симпатическая иннервация скелетных мышц, спинного мозга и периферических рецепторов). Врачебн. газ., № 3, стр. 163.
Орбели Л. А. (1928). Вегетативная нервная система. Физиология. БМЭ, т. 4, стр. 507.
(Орбели Л. А.) Orbeli L. A. (1929а). On the trophic nerves to skeletal muscles. Bull. of Battle Greek. Sanitarium u. Hospit. Clin., v. 24, p. 421.
(Орбели Л. А.) Orbeli L. A. (1929б). Was erwartet die Physiologie des vegetativen Nervensystems von der Histologie. Ber. d. ges. rus. Physiol., Bd. 2, S. 6.

Орбели Л. А. (1930). О взаимоотношениях соматической и симпатической нервных систем. Врачебн. газ., № 3, стр. 189.
Орбели Л. А. (1932). Обзор учения о симпатической иннервации скелетных мышц, органов чувств и центральной нервной системы. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 1.
Орбели Л. А. (1933а). Об эволюционном принципе в физиологии. Природа, № 3—4, стр. 77.
Орбели Л. А. (1933б). Об эффектах ноцицептивных раздражений. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 721.
Орбели Л. А. (1934а). Нервная регуляция сердечной деятельности и кровообращения. Тр. Военно-мед. акад., сб. 1, стр. 33.
Орбели Л. А. (1934б). О взаимоотношениях афферентных систем. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 1105.
Орбели Л. А. (1934в). О нервном и гуморальном механизмах регуляции функций. Соц. реконстр. и наука, т. 8, стр. 23.
Орбели Л. А. (1935а). Некоторые основные вопросы проблемы боли. Тр. Военно-мед. акад., сб. 2, стр. 233.
Орбели Л. А. (1935б). О функциях мозжечка. Природа, № 7, стр. 29.
Орбели Л. А. (1935в). Трофическое действие. БМЭ, т. 32, стр. 858.
Орбели Л. А. (1936). О рефлекторном воздействии на псевдомоторный феномен Вюльпиана—Гейденгайна. Физиол. журн. СССР, т. 21, стр. 728.
Орбели Л. А. и А. В. Тонких. (1927). Метод высокой перерезки n. hypoglossi для изучения влияния n. sympathici и n. hypoglossi на тономоторные явления в мускулатуре языка. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 49.
Орбели Л. А. и А. В. Тонких. (1938). Роль симпатической нервной системы в повышении температуры тела у животных при тепловом уколе. Физиол. журн. СССР, т. 24, стр. 249.
Орбели Л. А. и А. Г. Фидельгольц. (1927). Влияние адреналина на псевдомоторные (тономоторные) явления в мускулатуре языка. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 33.
Орбели Л. А. и Д. С. Фурсиков. (1924). К анализу действия абсента на центральную нервную систему. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 8, стр. 117.
Орбели Л. А. и А. А. Ющенко. (1924). Материалы по вопросу об обезвреживании абсента веществом животных тканей. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 8, стр. 369.
Осипов В. П. (1897). Корковое происхождение падучных приступов, вызванных отравлением собак абсентом (essence d'absinthe cultivé). Обзор психиатр. неврол. и экспер. психол., т. 12, стр. 900.
Павлов И. П. (1883). Центробежные нервы сердца. Дисс. СПб.
Павлов И. П. (1888). Иннервация поджелудочной железы. Еженед. клинич. газ., т. 8, №№ 32—34, стр. 667, 692, 720.
Павлов И. П. (1897). Лекции о работе главных пищеварительных желез. СПб.
Павлов И. П. (1922). О трофической иннервации. Сб. научн. тр. в честь 50-летия научно-врачебн. деят. проф. А. А. Нечаева, отд. 1, Пгр., стр. 1.
Павлов И. П. (1927). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Л.
Павлов И. П. и Е. О. Шумова-Симановская. (1890). Иннервация желудочных желез у собаки. Врач, т. 41, стр. 929.
Панкратов М. А. (1934). О взаимоотношении болевой и тактильной чувствительности. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 1238.
Панкратов М. А. (1938а). К образованию условных рефлексов у кошки без больших полушарий головного мозга. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 279.
Панкратов М. А. (1938б). Наблюдения над кошками без больших полушарий. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 251.
Панкратов М. А. (1938в). Наблюдения над кошками без больших полушарий и мозжечка. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 269.
(Пинес Л. Я.) Pines L. J. (1926). Über die Innervation der Hypophysis cerebri. 2-te Mitt. Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatr., Bd. 100, S. 123.
Пинес Л. Я. (1932). Нервная система и внутренняя секреция. Сб. под ред. Л. Я. Пинеса, Л.
Попельский Л. Б. (1896). О секреторно-задерживающих нервах поджелудочной железы. СПб.
Прикладовицкий С. И. (1936а). Токсическое действие высоких давлений кислорода на животный организм. Сообщ. III. Природа судорожных припадков у теплокровных животных, подверженных действию высоких давлений кислорода. Физиол. журн. СССР, т. 20, стр. 507.

Прикладовицкий С. И. (1936б). Токсическое действие высоких давлений кислорода на животный организм. Сообщ. IV. Дальнейший анализ действия кислорода на животный организм. Физиол. журн. СССР, т. 20, стр. 518.

Проппер Н. И. (1934). Роль временного холодового выключения отдельных участков центральной нервной системы в изучении физиологического механизма судорожного приступа. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 634.

Пучков Н. В. (1923). К вопросу об отношении симпатической нервной системы к поперечнополосатым мышцам. Казанск. мед. журн., т. 5, стр. 3.

Раева Н. В. (1929). Наблюдения над кровообращением в почке лягушки. Русск. физиол. журн., т. 12, стр. 583.

Раева Н. В. и А. В. Тонких. (1928). О взаимодействии между органами брюшной полости и сердцем через пограничный симпатический ствол у млекопитающих. Русск. физиол. журн., т. 11, стр. 381.

(Рогович Н.) Rogowicz N. (1885). Ueber pseudomotorische Einwirkung der Ansa Vieussenii auf die Gesichtmuskeln. Pflüg. Arch., Bd. 36, S. 1.

Савич В. В. и Н. Сошественский. (1921). Влияние раздражения n. vagi на секрецию кишечных ферментов. Русск. физиол. журн., т. 3, стр. 43.

(Самойлов А.) Samojloff A. (1923). Die positive Schwankung des Ruhestromes am Vorhofe des Schildkrötenherzens bei Vagusreizung (Gaskells Phanomen). Pflüg. Arch., Bd. 199, S. 579.

Сапрохин М. И. (1937). О взаимоотношениях между мозжечком и симпатической нервной системой. Физиол. журн. СССР, т. 23, стр. 648.

Серебренников С. С. (1932а). Пищеварение при болевых раздражениях. Сообщ. I. Работа желудочных желез при болевых раздражениях. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 301.

Серебренников С. С. (1932б). Пищеварение при болевых раздражениях. Сообщ. II. Работа поджелудочной железы при болевых раздражениях. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 330.

Серебренников С. С. (1937). Влияние сильных (болевых) раздражений на работу пищеварительного аппарата. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 10.

Сеченов И. М. (1907а). Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки. Собр. соч., т. 1, стр. 39.

Сеченов И. М. (1907б). О механизмах в головном мозгу лягушки, угнетающих рефлексы спинного мозга. Собр. соч., т. 1, стр. 18.

Синицын Н. П. (1935). Гуморальная передача симпатического эффекта скелетной мышцы лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 1060.

Сопин В. Р. (1938). Эфферентные функции задних корешков спинного мозга. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 319.

Сперанский А. Д. (1930). Нервная система в патологии. М.—Л.

Сперанский А. Д. (1935). Элементы построения теории медицины. М.—Л.

Стрельцов В. В. (1924). Батмотропное влияние симпатической нервной системы на скелетную мускулатуру. Русск. физиол. журн., т. 7, стр. 193.

Стрельцов В. В. (1926а). Влияние некоторых фармакологических веществ на симпатическую иннервацию скелетных мышц. Русск. физиол. журн., т. 9, стр. 427.

Стрельцов В. В. (1926б). К вопросу о прямом двигательном влиянии симпатического нерва на скелетную мускулатуру. Русск. физиол. журн., т. 9, стр. 335.

Стрельцов В. В. (1931а). К вопросу о влиянии симпатической нервной системы на центральную нервную систему. Арх. биол. наук, т. 31, стр. 263.

Стрельцов В. В. (1931б). О влиянии симпатической иннервации на процесс трупного окоченения скелетных мышц. Арх. биол. наук, т. 31, стр. 172.

Сумбаев И. С. (1932). К вопросу о влиянии симпатэктомии на децеребрационный пластический тонус. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 336.

Тетяева М. Б. (1927). Об иннервации мочевого пузыря у лягушки в связи с вопросом о перекресте волокон симпатической системы. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 12, стр. 71.

Тетяева М. Б. (1928). О влиянии симпатических нервных волокон на выход из изолированной скелетной мышцы лягушки физиологически активных веществ. Тр. III Всесоюзн. съезда физиол., стр. 242.

Тетяева М. Б. (1938а). О влиянии симпатических нервных волокон на выход из изолированной мышцы лягушки физиологически активных веществ. Сообщ. I. Опыты с изолированным сердцем лягушки. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 287.

Тетяева М. Б. (1938б). О влиянии симпатических нервных волокон на выход из изолированной мышцы лягушки физиологически активных веществ. Сообщ. II. Выход калия, кальция, молочной кислоты и фосфора из мышцы при раздражении симпатического нерва. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 301.

Тетяева М. Б. и Ц. Л. Янковская. (1936). Значение мозжечка для афферентных систем и для хронаксии двигательного нерва и мышцы у собак. Физиол. журн. СССР, т. 21, стр. 743.
Тонких А. В. (1923). О механизме действия симпатических нервов на сердце. Русск. физиол. журн., т. 6, стр. 123.
Тонких А. В. (1925а). Влияние симпатической нервной системы на спинномозговые рефлексы лягушки. Русск. физиол. журн., т. 8, стр. 31.
Тонких А. В. (1925б). О взаимодействии между сердцем и желудочно-кишечным трактом через пограничный симпатический ствол. Русск. физиол. журн., т. 8, стр. 43.
Тонких А. В. (1927). Участие симпатической нервной системы в сеченовском торможении. Русск. физиол. журн., т. 10, стр. 85.
Тонких А. В. (1930). Новые данные к вопросу о сеченовском торможении. Русск. физиол. журн., т. 13, стр. 11.
(Тонких А. В.) Tonkikh A. W. (1931). Setchenov inhibition in frogs with transected spinal cord. Ber. d. ges. rus. Physiol., Bd. 5, S. 13.
Тонких А. В. (1934). Аксон-рефлекс с передних конечностей на сердце. Физиол. журн. СССР, т. 17, стр. 313.
Тонких А. В. (1938). Роль автономной нервной системы в явлениях так называемого животного гипноза. Опыты на лягушках. Физиол. журн. СССР, т. 24, стр. 367.
Усиевич М. А. (1929). К вопросу о регенерации n. chordae tympani у собак. Русск. физиол. журн., т. 12, стр. 407.
Ухтомский А. А. (1927а). Парабиоз и доминанта. Изд. Комм. акад., М.
Ухтомский А. А. (1927б). Физиология двигательного аппарата. Л.
Ушаков В. Г. (1896). К вопросу о влиянии блуждающего нерва на отделение желудочного сока у собаки. Дисс. СПб.
Федотов Ю. П. (1933). О роли различных отделов нервной системы в осуществлении кожных токов у лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 16, стр. 330.
Фольборт Г. В. и Н. Н. Кудрявцев. (1925). Секреторное влияние симпатического нерва на желудочные железы. Врачебн. дело, № 19—20, стр. 1494—1500.
Худорожева А. Т. (1932). Влияние симпатических нервных волокон на ход утомления скелетных мышц, раздражаемых с перерождающихся двигательных нервов. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 287.
Худорожева А. Т. (1935). Влияние промежуточного мозга на кожные сосуды и пигментные клетки в коже лягушки. Физиол. журн. СССР, т. 19, стр. 1147.
Худорожева А. Т. (1937). Изучение тономоторного феномена в онтогенезе. 1-е совещ. биогруппы АН СССР, Л., стр. 52.
(Цион) Cyon E. (1888). Gesammelte physiologische Arbeiten. Berlin.
(Цион Е. и Цион Людвиг) Cyon E. u. C. Ludwig. 1866. Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefässe. Ber. Sächs. Gesell. d. Wiss., Bd. 18, S. 307.
Шмелькин Д. Г. (1932). Материалы к вопросу о влиянии экстирпации мозжечка на тонус скелетной мускулатуры у собак. Физиол. журн. СССР, т. 15, стр. 73.
Юрьева Е. Г. (1927). О природе второго тонкого волокна, подходящего к инкапсулированным чувствительным нервным аппаратам. Русск. арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 6, стр. 209.
Ющенко А. А. (1924). К анализу влияния абсента на центральную нервную систему лягушки. Русск. физиол. журн., т. 7, стр. 233.
Ющенко А. А. (1930). Влияние симпатических волокон на напряжение и теплообразование, развивающиеся в поперечнополосатой мышце при раздражении иннервирующих ее двигательных корешков. Арх. биол. наук, т. 30, стр. 283.
Янковская Ц. Л. (1938а). О влиянии удаления мозжечка на химизм крови. Сообщ. I. Влияние экстирпации мозжечка на содержание Са, К и хлоридов в крови. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 87.
Янковская Ц. Л. (1938б). Развитие прессоцептивных рефлексов с каротидного синуса в онтогенезе животных. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 21, стр. 99.

Adrian E. D. (1930). The mechanism of the sense organs. Physiol. Rev., v. 10, p. 336.
(Adrian E. D.) Эдриан Е. (1931). Основы ощущений (The basis of sensation). Медгиз, М.
Adrian E. D. (1932). The mechanism of nervous action; electrical studies of the neurone. Oxford. Univ. Press.
Airila I. (1913). Ueber die Einwirkung verschiedener Erregungsmittel der Grosshirnrinde auf den Chloralhydratschlaf. Arch. internat. Pharmacodyn. et Therap., Bd. 23, S. 453.

Alfeld F. (1905). Die intrauterine Tätigkeit der Thorax- und Zwerchfellmuskulatur. Intrauterine Atmung. Monatsschrift f. Geburtshilfe u. Gynäkologie, Bd. 21, S. 143.
Anrep G. (1912). On the part played by the suprarenals in the normal vascular reactions of the body. Journ. of Physiol., v. 45, p. 307.
Anrep G. (1916). The influence of the vagus on pancreatic secretion. Journ. of Physiol., v. 50, p. 421.
Ashcroft D. W. a. C. S. Hallpike. (1934). Action potentialis in the saccular nerve of the frog. Journ. of Physiol., v. 81, p. 23, P.
Bacq Z. M. (1934). La pharmacologie du système nerveux autonome et particulierement du sympathique d'après la théorie neurohumorale. Ann. de physiol., v. 10, p. 467.
(Bacq Z. M.) Бакк З. М. (1936). Современные концепции в физиологии и фармакологии автономной нервной системы. Усп. совр. биол., т. 5, № 3, стр. 394.
Bastian H. C. (1888). The «muscular sense», its nature and cortical localization. Brain, v. 10, p. 1.
Bayliss W. M. (1901). On the origin from the spinal cord of the vasodilator fibres of the hind limb and on the nature of these fibres. Journ. of Physiol., v. 26, p. 173.
Bayliss W. M. (1927). Principles of general physiology, ed. 4. New York—London.
Bayliss W. M. a. E. H. Starling. (1902). The mechanism of pancreatic secretion. Journ. of Physiol., v. 28, p. 325.
Beaumont W. (1834). Neue Versuche und Beobachtungen über den Magensaft und die Physiologie der Verdauung. Leipzig.
Benjamins C. E. (1935). Die Function des Sacculus. Acta oto-laryngol., v. 22, p. 338.
Bergami G. (1936). Ausscheidung einer acetylcholinartigen Substanz von der Schnittfläche der Nerven während der physiologischen Erregung. Klin. Wochenschr., Bd. 15, S. 1030.
Bernard C. (1852). Sur les effects de la section de la portion céphalique du grand sympathique. C. R. Soc. Biol., v. 4, p. 168.
Bernard C. (1878). Le problème de la physiologie générale in La Science experimentale. Paris.
Bichat M. (1905). Recherches physiologiques sur la vie et la mort. Paris.
Blix M. (1884). Experimentelle Beiträge zur Lösung der Frage über die specifische Energie der Hautnerven. Ztschr. f. Biol., Bd. 20, S. 141.
Boeke J. (1909). Die motorische Endplatte bei den höheren Vertebraten, ihre Entwickelung, Form und Zusammenhang mit der Muskelfasern. Anat. Anz., Bd. 35, S. 193.
Boeke J. (1913). Die doppelte (motorische und sympathische) efferente Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Anat. Anz., Bd. 44, S. 343.
Boeke J. (1927). Die morphologische Grundlage der sympathischen Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Ztschr. f. Mikr. Anat. Forschung., Bd. 8, № 561, S. 561.
Boer S., de. (1913a). Die quergestreiften Muskeln erhalten ihre tonische Innervation mittels der Verbindungsöste des Sympathicus (thorakales autonomes System). Folia neuro-biol, v. 7, p. 378.
Boer S., de. (1913b). Über das Electromyogramm der veratrinisierten Muskeln. Ztschr. f. Biol., Bd. 61, S. 143.
Boer S., de. (1913c). Über den Skelettmuskeltonus. Die tonische Innervation der quergestreiften Muskeln bei Warmblütern. Folia neuro-biol., v. 7, p. 837.
Boer S., de. (1914). Die langsame Muskelverkürzung nach Vergiftung mit Veratrin in Beziehung zur tonischen Innervation. Folia neuro-biol., v. 8, p. 29.
Boer S., de. (1915). Die Bedeutung der tonischen Innervation für die Funktion der quergestreiften Muskeln. Ztschr. f. Biol., Bd. 65, S. 239.
Boer S., de. (1921). Die autonome Innervation des Skelettmuskeltonus. Pflüg. Arch., Bd. 190, S. 41.
Boer S., de. (1923). Die lokale Applikation des Strychnins auf das Rückenmark. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmak., Bd. 97, S. 30.
Bottazi F. (1897). The oscillations of the auricular tonus in the batrachian heart, with a theory on the function of sarcoplasm in muscular tissue. Journ. of Physiol., v. 21, p. 1.
Bouman H. D. (1931). Beitrag zur Kenntnis der Erregungsleitung von Nerven zum Muskel. 2. Mitt., Arch. Neerl. de Physiol., v. 16, p. 350.
Bremer F. et R. Ley. (1927). Recherches sur la physiologie du cervelet chez le pigeon. Arch. Internat. Physiol., v. 28, p. 58.
Brinkmann R. u. E. Dam. (1922). Die chemische Übertragbarkeit der Nervenreizwirkung. Pflüg. Arch., Bd. 196, S. 66.
Brown G. L., H. H. Dale a. W. Feldberg. (1936). Chemical transmission of

excitation from motor nerve to voluntary muscle. Journ. of Physiol., v. 87, p. 41, P.
Bubnoff N. u. R. Heidenhain. (1881). Über Erregungs- und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirncentren. Pflüg. Arch., Bd. 26, S. 137.
Calabro. Цит. по C. Bergami. (1938). Физиол. журн. СССР, т. 24, стр. 56.
Cannon W. B. (1925). Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. New York.
Cannon W. B. (1929). Organization for physiological homeostasis. Physiol. Rev., v. 9, p. 399.
Cow D. (1914). The suprarenal bodies and diuresis. Journ. of Physiol., v. 48, p. 443.
Creed R. S., D. Denny Brown, Y. C. Eccles, E. G. T. Liddell a. C. S. Sherrington. (1932). Reflex activity of the spinal cord. Oxford. Clarendon Press.
Cushny A. R. (1926). The secretion of the urine, 2-nd ed. London.
Dale H. H. (1929). Croonian lectures on some chemical factors of the circulation. Lancet, v. 216, pp. 1179, 1283.
Dale H. H.(1938). Acetylcholine as a transmitter of the effects of nerve impulses. Физиол. журн. СССР, т. 24, стр. 116.
Dale H. H. a. Feldberg. (1934). The chemical transmitter of vagus effects to the stomach. Journ. of Physiol., v. 81, p. 320.
Dale H. H., W. Feldberg a. M. Vogt. (1936). Release of acetylcholine at voluntary motor nerve endings. Journ. of Physiol., v. 86, p. 353.
Dale H. H. a. J. H. Gaddum. (1930). Reactions of denervated voluntary muscle and their bearing on the mode of action of parasympathetic and related nerves. Journ. of Physiol., v. 70, p. 109.
Davis H., A. J. Derbyshire, M. H. Lurie a. L. J. Saul. (1934). The electric response of the cochlea. Amer. Journ. Physiol., v. 107, p. 311.
Demoor J. (1899). Les centres sensitivomoteurs et les centres d'association chez le Chien.. Traveaux de l'Inst. Solvay, v. 2. p. 1.
Duke-Elder W. S. a. P. M. Duke-Elder. (1930). The contraction of the extrinsic muscles of the eye by choline and nicotine. Pros. Roy. Soc., ser. B., v. 107, p. 332.
Dusser de Barenne J. G. (1910). Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystems. II. Mitt. Zur Wirkung des strychnins bei lokaler Applikation auf das Rückenmark. Folia neuro-biol., v. 5, p. 42.
Engelmann Th. W. (1900). Ueber die Wirkungen der Nerven auf das Herz. Arch. f. Anat. u. Physiol., H. 3—4, S. 315.
Erlanger J. a. H. S. Gasser. (1924). The compound nature of the action current of nerve as disclosed by the cathode ray oscillograph. Amer. Journ. Physiol., v. 70, p. 624.
Ewald J. R. (1892). Physiologische Untersuchungen ueber das Endorgan des Nervus Octavus. Wiesbaden.
Exner S. (1882). Zur Kenntnis von der Wechselwirkung der Erregungen im Centralnervensystem. Pflüg. Arch., Bd. 28, S. 487.
Fano G., de. (1887). Über Tonusschwankungen der Atrien des Herzens von Emys europaea. Festschr. Carl Ludwig, Leipzig, S. 287.
Feldberg W. a. J. H. Gaddum. (1934). The chemical transmitter at synapses in a sympathetic ganglion. Journ. of Physiol., v. 81, p. 305.
Feldberg W. u. B. Minz. (1933). Das Auftreten eines acetylcholinartigen Stoffes im Nebennierenvenenblut bei Reizung der Nervi splanchnici. Pflüg. Arch., Bd. 233, S. 657.
Ferrier D. (1876). Functions of the brain. London.
Flechsig P. (1876). Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen auf Grandentwickelungs geschichtlicher Untersuchungen. Leipzig.
Föerster O. (1927). Leitungsbahnen des Schmerzgefühls und die chirurgische Behandlung der Schmerzzustände. Sonderbände zu Brun's Beiträgen zur Klinischen Chirurgie. Berlin u. Wien, S. 357.
Fredericq H. (1924). L'action bathmotrope du pneumogastrique cardiaque, apprécier chez la grenouille par le mesure de la chronaxie du muscle ventriculaire. C. R. Soc. de Biol., Paris, v. 91, p. 1171.
Freusberg A. (1874). Reflexbewegungen beim Hunde. Pflüg. Arch., Bd. 9, S. 358.
Frey M. (1895). Beiträge zur Sinnesphysiologie der Haut. Ber. Verhandl. könig. Sächsisch. Ges. Wiss. Leipzig. Math.-Physisch. Kl., Bd. 47, S. 166.
Fritsch G. u. E. Hitzig (1870). Ueber die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. Arch. f. Physiol., S. 300.
Fulton J. F. (1926) Muscular contraction and the reflex control of movemenf. London.
Gaskell W. H. (1884). On the augmentor (accelerator) nerves of the heart of cold-blooded animals. Journ. of Physiol., v. 5, p. 46.

Gaskell W. H. (1920). The involuntary nervous system. London.
Goldscheider A. (1920). Das Schmerzproblem. Berlin.
Goltz F. (1869). Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin.
Goltz F. (1892). Der Hund ohne Grosshirn. Pflüg. Arch., Bd. 51, S. 570.
Gordon. Цит. по: O. Förster. (1927). Leitungsbahnen des Schmerzgefühls und die chirurgische Behandlung der Schmerzzustände. Sonderbände zu Brun's Beiträgen zur Klinischen Chirurgie. Berlin u. Wien, S. 357.
Gotch F. a. V. Horsley. (1891). On the mammalian nervous system, its functions and their localization determined by an electrical method. Phil. Trans., ser. B., p. 267.
Greving R. (1926). Beiträge zur Anatomie der Hypophyse und deren Funktion. II. Das nervöse Regulationssystem des Hypophysenhinterlappens (der Nucleus supraopticus und seine Fasersysteme). Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych., Bd. 104, S. 466.
Head H., W. H. R. Rivers a. J. Sherren. (1905). The afferent nervous system from a new aspect. Brain, v. 28, p. 99.
Head H. a. T. Thompson. (1906). The grouping of afferent impulses within the spinal cord. Brain, v. 29, p. 537.
Heidenhain R. (1868). Beiträge zur Lehre von der Speichelsekretion. Stud. Physiol. Inst. Breslau. Bd. 4, S. 1.
Hering E. (1905). Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Leipzig.
Hess W. R. (1931). Le sommeil. C. R. Soc. d. Biol., v. 107, p. 1333.
Hess W. R. (1932). Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. Leipzig.
Hitzig E. (1874). Untersuchungen über das Gehirn. Berlin.
Hunter J. I. (1925). Lectures on the sympathetic innervation of striated muscle. Brit. Med. Journ., v. 1, pp. 197, 251, 298, 350.
Jordan H. (1929). Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin u. Leipzig.
Karplus J. P. u. A. Kreidl. (1909). Gehirn und Sympathicus. I. Mitt. Zwischenhirnbasis und Halssympathicus. Pflüg. Arch., Bd. 129, S. 138.
Karplus J. P. u. A. Kreidl. (1910). Gehirn und Sympathicus. II. Mitt. Ein Sympathicuszentrum im Zwischenhirn. Pflüg. Arch., Bd. 135, S. 401.
Karplus J. P. u. A. Kreidl. (1911). Gehirn und Sympathicus. III. Mitt. Sympathicus im Gehirn und Halsmark. Pflüg. Arch., Bd. 143, S. 109.
Karplus J. P. u. A. Kreidl. (1924). Gehirn und Sympathicus. V. Mitt. Latenzbestimmungen unter Anwendung einer neuen Methode. Pflüg. Arch., Bd. 203, S. 533.
Kleyn A. de u. C. Versteegh. (1935). Näheres über die Auslösungsstelle der Labyrinthreflexe im peripheren Labyrinth. Acta oto-laryngol., Bd. 22, S. 327.
Kreidl A. (1892). Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. I. Mitt. Wien. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch., Bd. 101 (III), S. 469.
Kulchitsky N. (1924). Nerve endings in muscles. Journ. Anatom., v. 58, p. 152.
Kuntz A. (1929). The autonomic nervous system. Philadelph.
Kuré Ken, Taro Sawatare u. Ken Kawaguzi. (1929). Physiologische und pathologische Bedeutung der parasympathischen Fasern in hinteren Rückenmark wurzeln. Klin. Wochenschr., Bd. 8, S. 102.
Langelaan J. W. (1925—1926). On muscle tonus. The function of the sympathetic nerve. Verh. Konnederl. akad. wet. Afd. naturk., v. 24 (11), p. 1.
Langelaan J. W. (1929). Influence du nerf sympathique sur le potentiel du courant de démarcation des muscles striés. Annal. de Physiol., v. 5, p. 880.
Langley J. N. (1898). The salivary glands. Schaeffer's Text-Book of Physiol., vol. 1. p. 475.
Langley J. N. (1900). The sympathetic and other related systems of nerves. Schaeffer's Text-Book of Physiol., v. 2, p. 616.
Langley J. N. (1903). Das sympathische und verwandte nervöse Systeme der Wirbeltiere (autonomes nervöses System). Ergebn. d. Physiol., Bd. 2, S. 818.
Langley J. N. (1921). The autonomic nervous system. London.
Lanz A. B. (1928). Sur la formation dans le coeur d'une substance semblable a l'adrénaline par suite de l'excitation du nerf sympathique. Arch Neerl. de Physiol., v. 13, p. 423.
Lapicque L. et M. Lapicque. (1930). Action des nerfs sympathiques sur la chronaxie des muscles striés. C. R. Soc. Biol., v. 103, p. 875.
Legendre R. et H. Piéron. (1913). Recherches sur le besoin de sommeil consécutif a une veille prolongée. Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 14, S. 235.
Loewi O. (1921). Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. I. Mitt. Pflüg. Arch., Bd. 189, S. 239.
Luciani L. (1893). Das Kleinhirn. Leipzig.
Luciani L. (1905—1911). Physiologie des Menschen. Jena.

Luciani L. (1915). Human physiology, v. 3. London.
Ludwig C. (1851). Neue Versuche über die Behilfe der Nerven zur Speichelabsonderung. Ztschr. rat. Med., Bd. 1, S. 255.
Magnan V. (1882). Leçons cliniques sur l'épilepsie. Paris.
Magnus R. (1924). Körperstellung. Berlin.
Miller F. R. (1926). The physiology of the cerebellum. Physiol. Rev., v. 6, p. 124.
Morita S. (1915). Untersuchungen an Grosshirnlosen Kaninchen. Die Einwirkung zentraler Erregungsmittel auf den Chloralschlaf. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 78, S. 218.
Mosso A. (1904). Théorie de la tonicité musculaire basée sur la double innervation de muscles striés. Arch. ital. de Biol., v. 41, p. 183.
Munk M. (1890). Über die Funktionen der Grosshirnrinde. Berlin.
Niessl V., E. Mayendorf. (1908). Das Rindencentrum der optischen Wortbilder. Arch. f. Psychiatr., Bd. 43, S. 633.
Niessl V., E. Mayendorf. (1909). Über die Physiologische Bedeutung der Hörwindung. Monatsschr. f. Psychiatr. und Neurol., Bd. 25, S. 97.
Pflüger E. (1853). Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der Wirbelthiere. Berlin.
Philippeaux J. M. et A. Vulpian. (1863). Note sur une modification physiologique qui se produit dans le nerf lingual par suite de l'abolition temporaire de la motricite dans le nerf hypoglosse du même côte. Compt. rend. de l'Acad. Sci., v. 56, p. 1009.
Piéron H. (1929). Douleur et sensation. Proc. und Papers of 9-th Internat. Congr. of Psychol., New Haven, p. 340.
Plattner F. (1925). Eine Bestätigung der humoralen Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. Ztschr. f. Biol., Bd. 83, S. 544.
Plattner F. (1926). Der Nachweis der Vagusstoffes beim Säugetier. Pflüg. Arch., Bd. 214, S. 112.
Plattner F. u. O. Reisch. (1926). Über den Einfluss des Adrenalins auf das Vulpiansche Lingualisphänomen. Pflüg. Arch., Bd. 213, S. 705.
Reid Mont R. a. G. Eckstein. (1924). Sensory disturbances following sympathectomy for angina pectoris. Journ. Amer. Med. Assoc., v. 83, p. 114.
Reid Mont R. a. A. Friedlander. (1924). Sympathectomy for angina pectoris. A report of two cases. Journ. Amer. Med. Assoc., v. 83, p. 113.
Richet Ch. (1902). Douleur. Dictionnaire de Physiol. Paris, v. 5, p. 173.
Richter C. P. a. A. S. Paterson. (1931). Bulbocapnine catalepsy and the grasp reflex. Journ. of Pharmacol. a. experim. Therap., v. 43, p. 677.
Rijnberg G., van. (1915). Recherches sur le tonus musculaire et son innervation. 1. Actions nerveuses pseudomotorices et innervation du tonus. Arch. Néerl. des Sciences Exactes et Naturelles, ser. III, t. 2, p. 496.
Rijnberg G., van. (1917a). Idem. 2. Tonus musculaire et rigidité de décérébration. Arch. Néerl. de Physiol., t. 1, p. 126.
Rijnberg G., van. (1917b). Idem. 3. Phénomènes pseudomoteurs du diaphragme. Arch. Neérl. de Physiol., t. 1, 257.
Rijnberg G., van. (1917c). Idem. 4. Le phénomène du pied de Sherrington; une pseudomotilité des muscles des membres, avec quelques considérations d'ensemble sur les phénomènes pseudomoteurs et l'innervation du tonus. Arch. Néerl. de Physiol., t. 1, p. 262.
Rijnberg G., van. (1931). Das Kleinhirn. Ergebnisse d. Physiol., Bd. 31, S. 592.
Rivers W. H. R. a. H. Head. (1908). A human experiment in nerve division. Brain, v. 31, p. 323.
Rothmann M. (1909—1910). Zur Grosshirnfunktion des Hundes. Zbl. f. Physiol., Bd. 23, S. 532.
Schilf E. u. W. F. Sternberg. (1931). Über den Einfluss der Sympathicus und Parasympathicusreizung auf die durch Erregung des N. hypoglossus bewirkten Kontraktionen der Katzenzunge. Pflüg. Arch., Bd. 229, S. 758.
Schneider M. u. D. Schneider. (1934a). Einwirkung verschiedener Pharmaca auf die Gehirndurchblutung. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 175, S. 640.
Schneider M. u. D. Schneider. (1934b). Untersuchungen über die Regulierung der Gehirndurchblutung. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 175, S. 605.
Sherrington C. S. (1900a). Cutaneus sensations. Schaeffer's Text-Book of Physiol., v. 2, p. 920.
Sherrington C. S. (1900b). The muscular sense. Schaeffer's Text-Book of Physiol., v. 2, p. 1002.
Sherrington C. S. (1900c). The parts of the brain below cerebral cortex viz medulla oblongata, pons, cerebellum, corpora quadrigemina and region of thalamus. Schaeffer's Text-Book of Physiol., v. 2, p. 884.

Sherrington C. S. (1900d). The spinal cord. Schaeffer's Text-Book of Physiol., v. 2, p. 783.
Sherrington C. S. (1906). The integrative action of the nervous system. New Haven.
Stewart S. F. (1929). A possible explanation for the effects observed following ramisection in cortical rigidity. Pan Pacific Surgical Congress. Honolulu.
Stricker S. (1876). Untersuchungen über die Gefässnerven — Wurzeln des Ischiadicus. Wien. Sitzbericht., Bd. 74 (III), S. 173.
Tiegs O. W. (1934). The function of sympathetic nerves in relation to skeletal muscle Evidence for humoral action. Proc. Roy. Soc., ser. B., v. 116, p. 351.
Weber E. (1846). Muskelbewegung. Wagner's Handwörterbuch d. Physiol., Bd. 3, S. 42.
Wernøe Th. B. (1925). Viscero-cutane Reflexe. Pflüg. Arch., Bd. 210, S. 1.
Wieser F. (1915). Ueber die Verlängerung der Latenzzeit des Nervenendorgans durch Ermüdung. Ztschr. f. Biol., Bd. 65, S. 449.



ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА[1]

Разрешите в сегодняшней лекции осветить некоторые вопросы вегетативной нервной системы, которые должны характеризовать современные наши представления об этом разделе нервной системы.

Чтобы вы успешно могли следить за тем материалом, который я постараюсь вам здесь изложить, и чтобы у вас создалось ясное представление о том, что сделано за последние десятилетия, я начну с краткого напоминания тех положений, которые составляют классическое учение о вегетативной нервной системе.

Вы все, вероятно, знаете, что построением наших представлений о роли и характере деятельности вегетативной нервной системы мы обязаны целому ряду классиков физиологии, но в особенности английским физиологам Ленгли и Гаскеллу. На основе полученных ими данных Ленгли было формулировано так называемое классическое учение о вегетативной нервной системе.

Чтобы разобраться в этом учении, я начну с выяснения терминологии.

Существуют две классификации. Первой возникла классификация Биша, основанная на его анатомо-физиологических представлениях. Биша предложил рассматривать нервную систему как состоящую из двух разделов — из анимальной и вегетативной систем (название «вегетативная нервная система», как вы знаете, употребляется в качестве синонима так называемой автономной нервной системы). Под анимальной нервной системой Биша понимал те разделы нервной системы, которые управляют функциями, т. е. рассчитаны на обеспечение тех форм деятельности, которые устанавливают определенные взаимоотношения между организмом и окружающей его средой; а под вегетативной нервной системой он подразумевал те разделы нервной системы, которые управляют внутренними процессами организма, теми процессами, которые являются в равной мере свойственными животному и растительному организмам.

В то время, когда Биша проводил это деление, ему представлялось, что работу по управлению вегетативными функциями организма несет на себе тот отдел, который давно уже было принято называть симпатической нервной системой, т. е. цепочка ганглиев, расположенных вдоль позвоночника, с нервными стволиками и нервными веточками, которые устанавливают связь между спинным мозгом и симпатической цепочкой. Эту симпатическую цепочку Биша трактовал как вегетативный отдел нервной системы. А головной и спинной мозг с отходящими от них цереброспинальными нервами он представлял себе как анимальный отдел

---

[1] Лекция, прочитанная в Институте хирургической невропатологии 6 декабря 1940 г. Публикуется впервые. (*Ред.*).

нервной системы, предназначенный для осуществления целого ряда чувствительных и моторных ответных реакций, при помощи которых устанавливается связь с окружающим миром, при помощи которых организм в окружающем мире может вести себя не только как пассивно отражающее существо, а как существо активно вмешивающееся, активно действующее в окружающей среде. То есть под анимальными функциями он понимал именно те функции, которые свойственны животным и не свойственны большинству растений и в растительном царстве встречаются только в виде исключений.

Это деление почти полностью совпадает с тем делением, которое предложил, на основании работ Гаскелла и своих собственных работ, Ленгли. Ленгли предложил термины «автономная нервная система» и «соматическая нервная система». В то время как Биша классифицировал на основании функциональных признаков, Ленгли пытался классифицировать на основании морфологических признаков. Обозначив все те волокна, которые иннервируют поперечнополосатую скелетную мускулатуру, как «соматические нервные волокна», он предложил называть всю остальную массу нервных волокон, которые иннервируют все образования, все ткани организма, за исключением поперечнополосатой скелетной мускулатуры, словами «автономная нервная система», «автономные волокна».

Как видите, получается в значительной степени совпадение, хотя и не полное, с Биша. Скелетная мускулатура как раз и является тем двигательным прибором в нашем организме, в организме животных, который обеспечивает локомоторные акты, обеспечивает определенные двигательные рефлексы. Эти рефлексы дают возможность организму реагировать на раздражения, действующие из внешней среды, и активно вмешиваться в эту среду. А различные разновидности гладкой мускулатуры, железистые образования, различные эпителиальные образования, соединительнотканные образования, сократительные и несократительные, подвижные и неподвижные, представляют собой совокупность приборов, деятельность которых направлена на осуществление известных внутренних функций организма вегетативного характера, связанных с питанием, ростом, размножением и т. д.

Ленгли предложил целый ряд признаков, по которым следует отличать соматическую систему от вегетативной. Как вы помните, он подчеркнул, во-первых, особенности калибров волокон: соматические волокна толстые, вегетативные волокна тонкие. Во-вторых, соматические волокна выходят на всем протяжении стволовой части мозга и сегментарно распределяются на периферии, вегетативные выходят лишь из определенных очагов (из торакальной и сакральной частей спинного мозга и из продолговатого мозга), а между этими очагами имеются разделы спинного мозга (шейный и пояснично-крестцовый), которые свободны от выхода вегетативных волокон. В-третьих, Ленгли отметил признак перерыва на периферии. Соматические, двигательные волокна скелетной мускулатуры являются волокнами конечных нейронов. Клеточное тело их находится в передних рогах спинного мозга, а волокна тянутся на периферию до концевых приборов в скелетной мышце без перерыва. Вегетативные же волокна, начинаясь от клеток боковых рогов спинного мозга или аналогичных им ядер продолговатого мозга, на периферии обязательно имеют перерыв в том или ином ганглии, так что путь их распадается на преганглионарную и постганглионарную части.

Далее Ленгли нашел еще один общий для всех вегетативных волокон показатель, а именно: синапс в области встречи преганглионарного волокна с клетками ганглиозных узлов оказывается чувствительным по

отношению к никотину. Нанесение никотина на периферические узлы или введение никотина в общий ток кровообращения ведет к тому, что нарушается переход возбуждения с преганглионарного волокна на ганглиозные клетки, происходит разрыв этой области связи преганглионарных и постганглионарных звеньев. Ничего подобного в двигательной иннервации поперечнополосатых мышц мы не находим.

Затем Ленгли показал уже некоторые различия между разделами вегетативной нервной системы.

Симпатическая система — это тот раздел вегетативной нервной системы, волокна которого выходят из грудной части спинного мозга, проходят на периферию дальше, идут в составе rami communicantes albi от спинальных нервов и подходят, таким образом, к симпатической цепочке. Их дальнейшее распределение на периферии происходит уже после перерыва в тех или иных симпатических узлах, причем волокна постганглионарные распространяются частью через rami communicantes grisei, частью через соответствующие ветви симпатического ствола по всему организму. Значит, для симпатической нервной системы характерны выход из торакальной части спинного мозга, перерыв в одном из симпатических узлов, распространение через ветви симпатической системы и универсальный характер распределения на периферии.

Наряду с этим из бульбарной части мозга в составе X пары нервов (блуждающего нерва) выходит масса вегетативных волокон, которые имеют более ограниченное распределение на периферии, именно — иннервируют сердце, легкие и все брюшные внутренности, весь пищеварительный тракт, вплоть до толстой кишки. Кроме этого бульбарного раздела, из нижних сакральных сегментов спинного мозга выходит пучок вегетативных волокон, который в составе n. erigens или n. pelvicus иннервирует органы малого таза и ано-генитальную область кожи. Таким образом, эти два раздела вегетативной нервной системы (бульбарный и сакральный) характеризуются ограниченным, а не универсальным распределением.

Как оказалось, для торакального (симпатического) раздела, с одной стороны, и бульбарного и сакрального разделов, с другой, можно найти еще некоторые разграничительные признаки.

Хотя и в том, и в другом случае имеется перерыв пути, и перерыв этот или синапс, стоящий на месте этого перерыва, уязвим для никотина, но в целом проводящая система преганглионарного и постганглионарного звеньев оказывается у них несколько различно устроенной. Позднее было найдено еще одно отличие, которое заключалось в том, что далекие периферические окончания волокон бульбарной и сакральной систем в подавляющем большинстве случаев парализуются атропином, тогда как волокна торакальные, или симпатическая система, в большинстве случаев парализуются не атропином, а эрготоксином.

Кроме того, оказалось, что имеются яды, которые действуют на места связи нервных волокон с периферическими нейронами или постганглионарных волокон с рабочими тканями, — яды, которые могут эти места связи раздражать, приводить в активное состояние. Так, бульбарные волокна, входящие в состав блуждающего нерва, как и сакральные волокна, могут быть раздражены продуктами холина, холином и его производными, в особенности ацетилхолином, в то время как волокна или, вернее, окончания волокон симпатической системы могут быть возбуждены адреналином или адреналиноподобными веществами.

На основании этих признаков Ленгли предложил всю вегетативную систему разделить на симпатическую и парасимпатическую. В состав

парасимпатической системы входят бульбарный и сакральный отделы. Нужно добавить, что существует еще дополнительный отдел парасимпатической системы — краниальный, черепной, состоящий из волокон III пары черепномозговых нервов и волокон глазодвигательного нерва, которые иннервируют зрачок и аккомодационную мышцу.

Чтобы закончить изложение всего существенного из классического учения об автономной нервной системе, я должен еще остановиться на исследованиях главным образом английских физиологов, показавших, что связь симпатической системы с адреналином не случайна. Удалось показать, что, с одной стороны, симпатические волокна иннервируют мозговое вещество надпочечников и являются для этого мозгового вещества секреторными нервами, т. е. раздражением симпатических волокон, идущих частью в составе n. splanchnicus, частью в составе других брюшных веточек симпатической системы, можно вызвать усиленное поступление адреналина в общий ток кровообращения. Таким образом, симпатикус иннервирует надпочечники, ведет к секреции адреналина, а адреналин повторяет все эффекты симпатической системы. Следовательно, может иметь место взаимное усиление: раздражение симпатикуса может вызвать усиление эффекта адреналина, а выделение адреналина может вызвать усиление секреции адреналина же и двойное симпатическое действие — прямое и косвенное.

С другой стороны, удалось установить, что клетки мозгового вещества надпочечников, сецернирующие адреналин, представляют собой модификацию первоначальных симпатических нервных элементов или во всяком случае возникают из тех же зачатков, из которых берутся периферические симпатические клетки. Мало того, у ряда беспозвоночных животных удалось обнаружить существование нервных элементов, которые, находясь в высших ганглиях — надглоточных, содержат в себе в виде гранул хромаффинное вещество, сходное с адреналином, причем этот адреналин или адреналиноподобное вещество может быть прослежено не только в теле клетки, но во многих случаях и вдоль осевого цилиндра. Последнее дало повод думать, что, может быть, в этих нервных элементах хромаффинное вещество, превращаясь в истинный адреналин, может распространяться по осевому цилиндру и достигать периферических окончаний, что, может быть, имеет место как бы впрыскивание адреналиноподобного вещества из нервного элемента в рабочий орган.

Это предположение, высказанное еще в конце прошлого столетия, нашло себе подтверждение теперь, в 20-х годах нынешнего столетия, когда австрийский фармаколог О. Леви установил чрезвычайно важный факт передачи возбуждения вегетативной нервной системы с волокон на рабочую клетку через посредство химических агентов, так называемых медиаторов. Ему удалось показать и доказать, что возбуждение с вагуса на сердце, с вагуса на мускулатуру кишечника передается не в виде физического влияния, как мы себе это раньше представляли, а передается благодаря тому, что либо из нервных окончаний выделяется в рабочую клетку, либо на месте в области нервных окончаний образуется вещество, подобное ацетилхолину. Сначала он говорил о «вагусном веществе», но потом ему удалось установить, что это вагусное вещество представляет собой не что иное, как ацетилхолин. Точно также в случае передачи возбуждения с симпатических волокон на те или иные органы удалось показать, что передача эта осуществляется через посредство химического вещества, опять-таки либо впрыскиваемого из нерва в ткань, либо возникающего на месте в области нервных окончаний и имеющего адреналиноподобный характер.

Таким образом, интимная связь между адреналином и симпатическими волокнами, о которой я говорил, оказывается еще более глубокой. Адреналин не только является веществом симпатомиметическим, т. е. повторяющим эффекты симпатической системы, не только выделяется надпочечниками под влиянием симпатических волокон, но адреналиноподобное вещество является обязательным спутником всякого возбуждения симпатической системы и обязательным посредником в передаче возбуждения с симпатических волокон на рабочую клетку.

Факт передачи возбуждения при помощи медиаторов для вегетативной нервной системы совершенно твердо и точно установлен. Причем не оказалось ни единого исключения. Мало того, установили, что эти медиаторы являются до такой степени характерными для этих двух групп нервных волокон — симпатических и парасимпатических, что можно переносить их (или промывные воды, пропускаемые через какой-либо орган при раздражении его парасимпатического и симпатического нервов) с одного органа на другой орган того же животного или даже животного другого вида и получить эффект, соответствующий раздражению данного нерва, без межвидовых отличий. Все представители животного царства не только различных видов, но и различных классов характеризуются тем, что имеют волокна, выделяющие ацетилхолин или ацетилхолиноподобные вещества, адреналин или адреналиноподобные вещества, и вещества эти оказываются настолько равноценными, что могут вызывать соответствующие эффекты у представителей различных классов.

В настоящее время установилась привычка классифицировать нервные волокна по характеру их химической передачи, химической медиации. Волокна, которые осуществляют передачу своих влияний на органы посредством ацетилхолиноподобного медиатора, обозначают словами «холинэргические волокна», а волокна, которые осуществляют передачу через посредство медиатора адреналиноподобного, обозначают словами «адренэргические волокна». Это обстоятельство в высшей степени важно потому, что может служить еще одним критерием для определения принадлежности нервных волокон к той или иной части автономной нервной системы.

Однако было несколько случаев, которые с точки зрения такой химической классификации вызывали затруднение. Среди волокон симпатической системы попадались отдельные пучки волокон, которые не парализовались эрготоксином, а парализовались атропином, которые не возбуждались адреналином, а возбуждались ацетилхолином.

Следовательно, хотя в основном морфологическая классификация (симпатические и парасимпатические волокна), как правило, совпадает с химической классификацией (адренэргические и холинэргические волокна), но иногда бывают исключения и в симпатическом нерве могут быть найдены парасимпатические (холинэргические) волокна, как могут быть и в парасимпатической системе замечены единичные волокна адренэргического характера.

К этому нужно добавить, что все эти вегетативные волокна, начинающиеся из тех же очагов, о которых я только что упоминал, оказываются еще объединенными более высоким центральным управлением. В 1910—1911 гг. австрийские физиологи Карплюс и Крейдель впервые установили в высшей степени важный факт, что если у кошки широко вскрыть черепную крышку и опрокинуть животное на спину так, чтобы головной мозг вывалился и область гипофиза и прилегающее к нему основание мозга с так называемым серым бугром (tuber cinereum) были бы совершенно свободны и доступны для подхода, то, раздражая область tuber

cinereum, т. е. мозговое вещество в окружности мозгового придатка, можно получить у животного одновременно все решительно симпатические эффекты, т. е. все то, что свойственно воздействию симпатической системы. Я сейчас заодно уже и перечислю эти важнейшие эффекты: расширение зрачка, взъерошивание волос, сужение сосудов, потоотделение, выпячивание глазных яблок, учащение сердечной деятельности в результате сокращения сосудов, колоссальное повышение кровяного давления и т. д. Моторная деятельность желудка тормозится, прекращаются его сокращения. Вот целая группа симптомов, возникающих при раздражении tuber cinereum. Все эти эффекты могут быть получены при раздражениях веточек симпатической нервной системы.

Карплюс и Крейдель сделали вывод, вполне оправдавшийся и подтвержденный десятками исследователей, что в области tuber cinereum, в гипоталамической области должно усматривать существование какого-то объединяющего симпатического центра, центра симпатической нервной системы, который посылает, очевидно, волокна к тем сегментарным клеткам, расположенным в боковых рогах спинного мозга, которые дают начало периферическим симпатическим ветвям.

Совсем недавно канадские физиологи Битт, Браун и Лонг показали, что, действительно, от tuber cinereum идут группы волокон, которые через средний и продолговатый мозг спускаются до спинного и заканчиваются в клетках боковых рогов спинного мозга.

Еще более поздние исследования ряда авторов, в первую очередь клиницистов, а потом и физиологов и гистологов, показали, что нужно в таламической же области, но несколько более вентрально, чем tuber cinereum, признать существование ядерных скоплений, которые представляют собой высшее центральное образование парасимпатической системы и являются надстройкой над ядрами блуждающего нерва и над ядрами сакральной части спинного мозга.

Таким образом, в таламусе и гипоталамусе мы имеем большую группу ядерных образований, которые нужно рассматривать как высшие вегетативные центры.

Классическое учение о вегетативной нервной системе ставило еще один важный вопрос — вопрос о том, каким образом эти вегетативные волокна приводятся в действие? Нужно ли признать существование самостоятельных, особых вегетативных чувствительных волокон или вся чувствительная нервная система, все чувствительные волокна являются общими как для вегетативной, так и для анимальной системы?

В этом отношении мнения резко расходятся. Единой точки зрения не существует. Но можно категорически утверждать, что существует возможность вызывать деятельность вегетативных нервных волокон, а следовательно, и связанных с ними органов, не только с каких-либо специфических нервных приборов, идущих от внутренних органов, но с любого органа чувств, с любой афферентной системы. И вы все хорошо знаете, что раздражение таких нервных стволов, как n. ischiadicus, n. tibialis, веточек перонеального сплетения, шейного сплетения вызывает учащение сердечной деятельности и пиломоторные эффекты, т. е. различные проявления раздражения вегетативной системы. Так что строгого разграничения проводить не приходится.

Однако в последние годы показано, что все афферентные волокна нашего организма могут быть разделены на две категории: на толстые волокна, которые стоят в связи с периферическими органами чувств, и затем на специальные, более тонкие волокна, которые начинаются от сосудистых стенок, начинаются от внутренних ор-

ганов и представляют собой несколько отличную часть афферентных волокон, афферентной системы. Такие скопления тонких афферентных волокон мы находим в составе блуждающего нерва, в составе отдельных веточек, идущих от специальных образований в сосудистой стенке, от аорты, от sinus caroticus, от места раздвоения сонной артерии на внутреннюю и наружную, от места раздвоения a. meningea media. Установлено также, что и от целого ряда артерий брюшной полости тоже отходят веточки тонких афферентных волокон, которые несут импульсы к центральной нервной системе и, как оказывается, являются источниками рефлексов на сосудистую систему и на дыхательную систему. Вот в сущности все, что составляет основу классического учения о вегетативной нервной системе.

Теперь разрешите от этой схемы, от этой канвы перейти к выяснению тех добавлений, тех изменений, которые возникли на протяжении последних 20 лет в результате более планомерного, систематического исследования ряда вопросов, выдвинутых тем же классическим учением о вегетативной нервной системе.

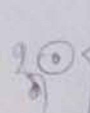
Прежде всего возникает основной, кардинальный вопрос: можно ли классифицировать нервные волокна по тому признаку, по которому классифицировал их Ленгли, и правильно ли это?

Как я подчеркивал, Ленгли соматическими волокнами называл волокна, иннервирующие поперечнополосатую мускулатуру, а вегетативными волокнами — все центробежные волокна, иннервирующие все решительно органы, за исключением поперечнополосатых скелетных мышц. В этот пункт нам приходится сейчас внести существенные поправки.

Совершенно прав Ленгли, когда выделяет в качестве соматических волокон двигательные нервы поперечнополосатых мышц. Они действительно представляют собой своеобразные, особенные волокна. Но когда он разделяет нервные волокна на волокна, иннервирующие скелетные мышцы или не иннервирующие скелетные мышцы, он неправ, потому что оказалось, что поперечнополосатая скелетная мышца, кроме двигательных волокон, получает еще группу центробежных волокон иного калибра, волокон, которые по всем признакам вполне совпадают с волокнами вегетативной нервной системы.

В этом отношении первые данные были получены гистологами. Затем за проверку и выяснение этого факта принялись и физиологи. Мнения гистологов разошлись. Целый ряд современных морфологов признает существование акцессорной вегетативной иннервации поперечнополосатых мышц, многие авторитеты отрицают существование такой иннервации.

У физиологов на первых порах в этом отношении тоже произошел раскол, но я думаю, что в настоящее время вопрос этот можно считать совершенно решенным в положительном смысле. И независимо от того, доказано уже гистологически существование этой акцессорной иннервации или не доказано, мы, физиологи, вправе утверждать, что поперечнополосатые скелетные мышцы получают иннервацию со стороны основных отделов вегетативной системы, в первую очередь со стороны симпатической нервной системы, так же, как и все остальные органы.


Поэтому первая поправка, которую мы вносим в классическое учение, заключается в том, что мы группу соматических волокон характеризуем как волокна двигательной иннервации поперечнополосатой мускулатуры. Вместе с тем мы признаем, что вегетативная нервная система имеет универсальный характер, иннервирует все решительно ткани, в том числе и поперечнополосатую скелетную мускулатуру.

Чтобы это было вам понятно и ясно, нужно вспомнить те представления, которые возникли еще в прошлом столетии в отношении роли нервной системы. Именно, практические врачи уже давно обратили внимание на то, что нервная система, центробежные нервные волокна не только вызывают переход органа от покоя к деятельности, но могут, кроме того, оказывать какое-то влияние на покоящийся орган и в этом органе управлять внутренними физико-химическими процессами, процессами питания, процессами обмена веществ. И в клинике впервые возникло представление о функциональной роли нервной системы и о трофической роли нервной системы, т. е. о том, что нерв может вызывать функцию органа и может влиять на его состояние, на его питание. На основании клинических наблюдений было высказано предположение, что существуют и различные нервные волокна — волокна функционального значения, толкающие орган на работу, и волокна трофические, которые управляют питанием и внутренними процессами.

Когда за проверку этого положения принялись физиологи и патофизиологи, экспериментальные патологи, они сбились с правильного пути. Как это часто бывает, они были сбиты с правильного пути некоторыми успехами в науке. Дело в том, что они пытались доказать существование трофической иннервации, трофических нервов на основании изучения тех дистрофических процессов, тех расстройств питания, которые очень часто наблюдаются в клинике при поражениях центральной и периферической нервной системы и которые в эксперименте легко вызываются при перерезке некоторых нервных стволов. В частности, очень большое внимание было уделено опытам с перерезкой тройничного нерва, которая в известных случаях сопровождается заболеванием роговицы, возникновением кератитов, язв роговицы. Действительно, на первых порах эксперимент показывал, что всякое грубое прикосновение к тройничному нерву сопровождается развитием патологических процессов в глазу, в частности в роговице. Но как раз в тот период, когда усиленно начали заниматься этим вопросом, три важных открытия были сделаны в медицине и в биологии.

Во-первых, была тщательно изучена роль отдельных нервных стволов, нервных веточек. Было произведено расчленение между чувствительными и двигательными волокнами и было показано, что в тройничном нерве имеются чувствительные волокна, снабжающие всю область головы. В частности, вторая ветвь его снабжает глаз. Следовательно, перерезка тройничного нерва должна была вести к параличу чувствительности, к потере чувствительности глаза. Глаз становится нечувствительным, т. е. легко подверженным всевозможным травмам и не может защищаться от травматических воздействий.

Вторым важным открытием было установленное Клодом Бернаром существование сосудодвигательных нервов — сосудосуживающих и сосудорасширяющих, причем было показано, что в составе тройничного нерва есть волокна, которые вызывают изменения кровотока.

Третье важное открытие — открытие микроорганизмов, в частности патогенных.

Эти три весьма важных открытия стали известны как раз тогда, когда путем изучения дистрофических процессов хотели доказать существование трофической иннервации. Они оказались настолько сильными и существенными, что затмили трофическую роль нервной системы и заставили экспериментаторов свести весь дистрофический процесс к этим трем моментам и отказаться от признания трофической иннервации. Такие беды очень часто совершаются в науке — успех в одном

направлении мешает успеху в другом направлении. Должно было пройти много лет, чтобы снова вернулись к изучению трофической функции нервной системы и признали ее.

В этом отношении чрезвычайно важно, что Гаскелл в Англии и И. П. Павлов у нас указали совершенно другой путь для обнаружения и понимания трофической роли нервной системы. Совершенно не касаясь вопроса о дистрофиях, о тех нарушениях питания, которые связаны с повреждением нервной системы, Гаскелл и Павлов обратили внимание на роль тех центробежных нервов, которые иннервируют сердце.

Как вы знаете, сердце получает волокна из двух отделов вегетативной нервной системы — по блуждающему нерву и по симпатическому нерву. Блуждающий нерв оказывает тормозное влияние на сердце, он ослабляет сокращения сердца, замедляет сердечный ритм и может вызвать остановку сердца. Симпатический нерв действует антагонистически — вызывает учащение ритма и усиление сокращений и ведет к усилению работ сердца.

Занимаясь интимным, тонким изучением этих влияний на сердце, Гаскелл и Павлов пришли к заключению, что здесь можно думать не только о внешнем улучшении — учащении ритма и усилении силы сердечных сокращений, но и об изменении основных функциональных свойств, а именно: что сердечная мышца становится более возбудимой, что она лучше передает возбуждение с одного отдела на другой под влиянием раздражения симпатикуса и что, наоборот, под влиянием блуждающего нерва эти основные функциональные свойства ослабевают.

На основании оценки полученных ими явлений, и Гаскелл, и И. П. Павлов прежде всего разделили эти волокна, как действующие на ритм и на силу сокращений и усмотрели в этих волокнах вегетативной системы способность менять основные функциональные свойства.

Как вы знаете, в дальнейшем немецкий физиолог Энгельман простыми приемами доказал, что под влиянием раздражения симпатического нерва происходит повышение возбудимости отдельных участков сердечной мускулатуры, а под влиянием раздражения блуждающего нерва — падение этой возбудимости. Был проведен очень тщательный анализ, показавший изменение всех основных функциональных свойств.

Гаскелл и И. П. Павлов предположили, что влияние на функциональные свойства сердца осуществляется блуждающим и симпатическим нервами в двух противоположных направлениях за счет изменения питания самой сердечной мышцы.

Первое время И. П. Павлов, работавший на млекопитающих, преимущественно на собаках, даже думал, что может быть речь идет о сосудодвигательном влиянии, т. е. об управлении просветом коронарных сосудов. К этому времени были уже известны сосудосуживающие и сосудорасширяющие нервы. Но от этой мысли ему пришлось сразу отказаться, потому что аналогичные явления были установлены Гаскеллом на сердце холоднокровных, в частности у амфибий, у которых коронарных сосудов нет. Значит, нужно было предполагать другое влияние, которое Павлов вынужден был трактовать как трофическое.

Мысль о трофической иннервации Гаскелл и Павлов впервые высказали в 1886 г., и к этой же мысли они одновременно вернулись уже в нынешнем столетии — в 1920—1921 гг. В эти годы И. П. Павлов заговорил о том, что в каждом органе можно ожидать существование троякого рода нервных влияний, троякого рода нервных волокон: волокон, обусловливающих работу органа; волокон, обусловливающих изменения

просвета кровеносных сосудов и регулирующих приток и отток крови, и затем волокон трофических, которые регулируют интимные процессы питания и, таким образом, осуществляют наиболее тонким образом отношения между тканями и омывающей их внутренней средой.

Признание особой трофической иннервации, особых трофических волокон является в высшей степени важным. Мы попытались выяснить, должен ли быть принят такой род иннервации только для сердечной мышцы или это есть правило, распространяющееся на всю мускулатуру.

В отношении гладкой мускулатуры дело решалось очень просто, потому что гладкая мускулатура, как и мускулатура сердца, характеризуется способностью к автоматической работе, т. е. мышечная ткань работает под влиянием тех химических раздражителей, которые имеются в окружающей среде или возникают в самой мышечной ткани под влиянием гормонов. Парасимпатическая и симпатическая системы осуществляют только регуляцию этой автоматической деятельности. Эта регуляция выражается в том, что или учащается, или замедляется ритм сокращений, например ритм перистальтических сокращений мочеточников, ритм и сила перистальтических сокращений кишечника (сокращения могут становиться то более вялыми, то более резкими, перистальтика — или очень бурной, или почти сойти на нет) под влиянием раздражения волокон блуждающего или симпатического нерва. Может меняться также тонус этих гладкомышечных органов. Словом, отношения совершенно такие же, какие мы имеем в случае сердца. И тут, и там автоматическая деятельность, деятельность под влиянием местных химических раздражителей и регуляция со стороны симпатического и парасимпатического нервов в двух противоположных направлениях — в сторону повышения и в сторону понижения всех функциональных форм. Никаких затруднений в толковании роли нервов, иннервирующих гладкую мускулатуру, не встречалось. Это нервы, которые не вызывают и не тормозят деятельность, а лишь регулируют процессы, которые и без того протекали бы и протекают в гладких мышцах.

И действительно, мы хорошо знаем, что можно иссечь весь пищеварительный тракт у млекопитающего животного, поместить его в ванну с теплым физиологическим раствором и небольшой прибавкой глюкозы, подвести к нему кислород и этот пищеварительный тракт будет проделывать все сложнейшие формы движений, с сегментацией, с раскрытием и закрытием сфинктеров, с перистальтическими движениями, маятникообразными и т. д. Нет ни одной стороны в деятельности пищеварительного тракта, которая не была бы сохранена, если кишечник извлечен и помещен в соответствующие условия.

В целом организме вы можете полностью лишить пищеварительный тракт его иннервационных приборов, и тем не менее двигательная работа его будет совершаться удовлетворительно. Беда наступает тогда, когда перерезается один из иннервирующих его разделов нервной системы — симпатический или парасимпатический. Тогда появляются резкие расстройства движения. В случае перерезки блуждающего нерва наступает почти полное прекращение деятельности пищеварительного тракта. Наоборот, при перерезке симпатического нерва возникает такая бурная перистальтика, такая страшная активность желудочно-кишечного тракта, что наступают понос и истощение, жизнь животного не может быть сохранена. Но если вы удалите и те, и другие нервы, то кишечник и желудок продолжают довольно удовлетворительно выполнять свою работу.

Как же обстоит дело в поперечнополосатой скелетной мускулатуре?

Мы высказали предположение, что характерным отличием поперечнополосатой мускулатуры от остальных видов мышечной ткани является именно приобретение двигательной иннервации. Следовательно, не трофическая иннервация, с нашей точки зрения, должна была представлять исключение, а двигательная, функциональная иннервация. В гладкой мышце и в сердечной мышце двигательных нервов в истинном смысле слова нет, а в поперечнополосатой мускулатуре они есть. Значит, в ходе эволюции произошел какой-то очень сложный процесс, вследствие которого возник специальный нервный прибор, заменивший автоматический аппарат.

Как вы знаете, наша скелетная мышца автоматически не работает, и, если перерезан моторный нерв, она прекращает свои сокращения, теряет способность участвовать в движении. Мышцы не теряют своей способности сокращаться, но теряют возможность сокращаться, они могут быть приведены в действие только импульсами, идущими по двигательным нервам из центральной нервной системы.

Но значит ли это, что наряду с моторной иннервацией не может существовать и иннервация регулирующая?

Мы высказали предположение, что автоматизм здесь ликвидирован, поперечнополосатые скелетные мышцы не реагируют так легко на условия среды, как гладкая мускулатура и сердечная мускулатура, а подчинились двигательному нерву.

Но если нужна регулирующая иннервация там, где речь идет о таких грубых формах деятельности, как работа пищеварительного тракта или работа сердца, автоматически совершающаяся, то важно ли иметь регулирующую иннервацию там, где организм должен очень тонко координировать силу, форму и характер движений при осуществлении этих сложных актов взаимоотношения с окружающей средой? Конечно, существование такой трофической иннервации нисколько не противоречит делу. Нужно только выяснить, есть ли она или нет.

Когда к изучению симпатических волокон, идущих к скелетным мышцам, мы подошли с вопросом, не содержатся ли среди них такие волокна, которые управляли бы функциональным состоянием поперечнополосатых мышц, мы стали применять те приемы исследования, которые оказались абсолютно благоприятными в случае сердца, в случае гладкой мускулатуры. Оказалось, что и здесь картина та же самая.

Хотя поперечнополосатая мышца приходит в деятельное состояние только под влиянием импульсов, идущих из центральной нервной системы, и сохраняет способность реагировать только на некоторые местно действующие раздражители, раздражением симпатической системы можно временно переделать ее состояние. Состояние скелетной мышцы может быть настолько изменено, что она окажется более или менее восприимчивой к импульсам, идущим со стороны двигательного нерва, более или менее восприимчивой к электрическим раздражениям, наносимым ей извне. Следовательно, приведение скелетной мышцы в деятельное состояние под влиянием импульсов из центральной нервной системы регулируется симпатической нервной системой, т. е. тем же способом, что и в случае сердечной мышцы.

Мало того, на скелетной мышце оказалось легче подойти к выяснению сущности этого влияния, потому что химизм превращений, происходящих в ней, ее физические свойства доступнее изучению и гораздо лучше и детальнее изучены в физиологии, чем это сделано для мышцы сердца. Мы получили возможность произвести оценку влияния симпатического нерва на поперечнополосатую скелетную мышцу и с этой точки зрения.

Исследование показало нам, что под влиянием раздражения симпатической нервной системы меняются не только основные функциональные свойства (возбудимость, проводимость скелетной мышцы, величина выполняемой ею работы, величина напряжения, которое мышца развивает при сокращении), но меняется также обмен веществ (увеличивается газообмен, увеличивается теплопроизводство скелетной мышцы), изменяется и электропроводность мышечной ткани. Последнее происходит за счет двух компонентов — омического сопротивления и емкостного сопротивления. То есть мы получили ряд указаний на то, что весь внутренний химизм мышечной ткани, все ее основные физические и химические свойства находятся под контролем симпатической нервной системы. Симпатикус так может изменить состояние мышцы, что мышца оказывается более или менее восприимчивой к получению импульсов. Исследуя эти функциональные отклонения, мы получили возможность если не точно объяснить, то во всяком случае связать их с целым рядом химических и физических изменений, которые создаются в мышце под влиянием симпатических импульсов.

Мы получили богатейший фактический материал, который позволил нам утверждать, что роль симпатической нервной системы оказывается совершенно одинаковой как в отношении различных мышечных тканей (сердечной, гладкой и скелетной мускулатуры), так и в отношении органов чувств, нервов центростремительных и центробежных, спинного мозга, продолговатого мозга, среднего мозга, промежуточного мозга (т. е. того отдела, который дает начало всей симпатической системе), а также коры головного мозга. Таким образом, нет ни одного отдела в вегетативном и анимальном аппаратах, во всех отделах рефлекторной дуги и во всех рефлекторных дугах, который не находился бы под контролем симпатической нервной системы и не подвергался бы таким же изменениям в смысле своих функциональных свойств, как это было констатировано впервые в отношении сердца.

В чем это может выразиться?

Для спинного мозга это может выразиться в том, что под влиянием раздражения периферических симпатических стволов (которые часть своих волокон возвращают обратно к спинному мозгу через rami communicantes grisei) может наступить ускорение или замедление рефлекторных актов и даже полное исчезновение их на определенный отрезок времени. Под влиянием раздражения головного конца шейного симпатического нерва можно получить изменение в состоянии дыхательного центра (его чувствительности к углекислоте, что является особенно важным), изменение возбудимости мозжечка и самого гипоталамуса. Об изменениях гипоталамуса можно было судить по тому, что с его стороны через симпатикус передаются всевозможные влияния на скелетную мышцу. Нам удалось показать, что все симпатические эффекты, в том числе изменение функциональных свойств спинного мозга, двигательных нервов и поперечнополосатой скелетной мускулатуры, можно вызвать, раздражая гипоталамус кристаллом поваренной соли.

Среди явлений, разыгрывающихся в скелетной мышце, хорошо известно одно из посмертных явлений, это — трупное окоченение. Этот процесс регулируется симпатической нервной системой. Под влиянием раздражения симпатической нервной системы оно может проявиться сразу после наступления смерти. Вы знаете, что во всех случаях, когда человек перед смертью подвергается чрезмерно сильному возбуждению, сильному аффекту (как это бывает в сражениях, в боях, или когда он подвергается нападению грабителей, разбойников) в силу чрезмерно

сильного возбуждения организма, сопровождающегося массой симпатических эффектов, трупное окоченение наступает моментально. Всадник с отрубленной головой еще сидит на коне в силу того, что внезапно окоченевшие мышцы удерживают его в седле и позволяют ему держать еще саблю. Такие случаи были не раз описаны и не представляют для нас ничего сверхестественного, потому что именно здесь речь идет о внезапном развитии трупного окоченения при резком возбуждении симпатической системы.

Оказалось, что мы можем такое стремительное развитие трупного окоченения получить у лягушки, раздражая область таламуса кристаллом поваренной соли. То же самое можно получить, если раздражать головной конец шейного симпатикуса. То есть со стороны симпатикуса можно получить такое повышение возбудимости гипоталамической области, что оно ведет к целому ряду симпатических эффектов.

Сейчас нам удалось расшифровать эту кольцевую зависимость: гипоталамус—симпатическая система—гипоталамус, ее влияние на всевозможные органы, в том числе на центральную нервную систему и на сам гипоталамус. Это обстоятельство в высшей степени важное.

В последние годы мы получили ряд доказательств тому, что всевозможные симпатические эффекты, во всяком случае симпатоподобные эффекты, могут быть вызваны также при раздражении мозжечка. Мозжечок, который до недавнего времени истолковывался преимущественно как орган моторной деятельности, как орган, управляющий моторной системой, мы вынуждены рассматривать как один из важных разделов вегетативной нервной системы в том смысле, что раздражение мозжечка ведет к разрешению всевозможных вегетативных эффектов — в первую очередь и в особенности обращают на себя внимание симпатические эффекты.

Оказывается, что это влияние мозжечка чрезвычайно сложно. С одной стороны, мы имеем, по-видимому, влияние через симпатическую систему. Но, с другой стороны, этим дело не исчерпывается, потому что можно изъять всю симпатическую нервную систему из организма, изъять надпочечники, выделяющие адреналин, и тем не менее раздражение мозжечка может давать вегетативные эффекты (в том числе и симпатические).

Это обстоятельство в высшей степени важно. Оно заставляет нас утверждать или во всяком случае серьезно настаивать на том, что, кроме нервной передачи импульсов с мозжечка на другие отделы центральной нервной системы и на периферические органы, существует еще другой способ влияния, очевидно — гуморальный.

Это можно себе представить так. Во время деятельности мозжечковых клеток вырабатываются физиологически активные вещества или, может быть, гормоны, которые либо поступают в общий ток кровообращения и разносятся по всему телу, либо попадают в цереброспинальную жидкость, как и гипофизарные гормоны. Возможно, что имеет место и то, и другое. Во всяком случае сейчас накопилось много фактов, которые заставляют нас высказываться в этом смысле. Во-первых, оказалось, что можно получить физиологически активные вещества при экстрагировании их из различных частей мозга — из больших полушарий, гипоталамуса и мозжечка. По своей природе вещества эти, очевидно, ацетилхолиноподобные и адреналиноподобные. Экстрактивные вещества мозжечка несколько отличаются от веществ других отделов мозга тем, что наряду с ацетилхолиноподобным действием в них более четко выступает адреналиноподобное действие. После предварительного электрического раз-

дражения различных отделов головного мозга, количество физиологически активных веществ в них оказывается возросшим. Особенно резко это выражено в мозжечке, и перевес в сторону адреналиноподобного эффекта от его экстрактивных веществ оказывается еще более подчеркнутым. В этом одно из оснований признания гуморальной роли мозжечка.

Во-вторых, по данным исследования одного из моих сотрудников, можно при наличии мозжечка раздражением головного конца шейного симпатикуса получить всевозможные симпатомиметические эффекты; после удаления мозжечка эти эффекты отсутствуют.

Целый ряд фактов склоняет нас теперь к мысли, что мозжечок не только орган, управляющий моторикой и входящий в систему анимального отдела нервной системы, но и орган, управляющий вегетативными функциями.

Мы имеем доказательства влияния мозжечка на моторную деятельность желудка, на пиломоторы, на сосудистые рефлексы, на поперечнополосатые скелетные мышцы и симпатические стволы в смысле изменения их функциональных свойств. Осуществляется это двумя путями: обычной передачей влияний через нервную систему и посредством физиологически активных веществ, поступающих либо в общий ток кровообращения, либо в цереброспинальную жидкость, либо туда и сюда одновременно.

Мало того, удалось доказать, что та кольцевая зависимость, о которой я только что говорил в отношении гипоталамуса и симпатикуса, существует и здесь: мозжечок—симпатикус—мозжечок.

Теперь перед нами стоит задача выяснить, как эти два кольца, в которых центральные и периферические аппараты взаимодействуют, друг с другом связаны, т. е. действует ли мозжечок через гипоталамус на симпатическую систему, и обратно, или это два независимых кольца, расположенных параллельно, не включающихся в единую цепочку. Этот вопрос остается открытым и должен составить предмет ближайших исследований.

Для практических врачей все эти данные несомненно имеют очень большое значение. Мы тут наталкиваемся на случай кольцевого влияния, когда каждое звено, действуя на следующее звено, усиливает его. Раздражение гипоталамуса, тем или иным путем вызванное, ведет к возбуждению симпатической системы; возбуждение симпатической системы ведет к возбуждению гипоталамуса. Таким образом, мы можем себе представить, что при повторном пробегании импульса, т. е. при растяжке этого процесса во времени, дело может дойти до того, что до крайних пределов будет возбуждена эта часть нервной системы — межуточный мозг, который является важным органом в осуществлении аффективных влияний. То же может иметь место со стороны мозжечка. Вполне возможно, что это есть один из механизмов, обусловливающих те бурные вспышки возбуждения, которые характеризуют патологические аффекты, возникающие у нормальных людей, и которые так показательны при определенных нервных заболеваниях.

Эти факты важны для нас и в теоретическом отношении. Они говорят о том, что противопоставление анимальной и вегетативной нервной системы, в значительной степени себя оправдывающее, не должно, однако, вести к слишком большой схематизации и к попытке полностью обособить и рассматривать эти два отдела нервной системы как независимо друг от друга функционирующие.

Биша представлял себе дело таким образом, что симпатическая система подчинена системе анимальной, т. е. что головной и спинной мозг

доминируют над симпатической, над вегетативной системой. Затем, после целого ряда длительных исследований разгорелся спор, существо которого нашло свое отражение в одной из работ, которая называлась: «Über die Selbständigkeit und Abhängigkeit des sympathischen Nervensystems». Сейчас мы можем сказать, что симпатическая система и selbständig и abhängig, как и анимальная система.

Мы должны рассматривать эти две системы не только как неразрывно друг с другом связанные, но и как находящиеся в постоянной взаимозависимости и в постоянном взаимном воздействии. Это является чрезвычайно важным и в теоретическом отношении.

Важно и еще одно обстоятельство. Мы говорим о функциональных нервах, и мы находим эти функциональные нервы сейчас только в одном случае — в случае поперечнополосатых скелетных мышц. Но мы уже убедились, что все виды мышечной ткани обладают еще и трофической (согласно Павлову и Гаскеллу) иннервацией. Я со своей стороны для этой иннервации предлагаю название «адаптационно-трофическая», исходя из того, что под ее влиянием меняется не только питание, но и функциональные свойства.

В то время как в физиологии путем изучения дистрофических процессов пытались доказать существование трофической иннервации и долгое время не находили ее, считая бесспорным существование функциональной иннервации, мы пришли к обратному. Мы говорим, что общим правилом является адаптационно-трофическая иннервация, которая свойственна всем образованиям — и поперечнополосатым, и гладким мышцам.

Я мог бы остановить ваше внимание и на железистых приборах. И там повторяется то же самое. Все железы работают под влиянием местных химических раздражителей, но постепенно в той или иной мере подчиняются влиянию нервной системы, которая вначале только усиливает или ослабляет действие химических раздражителей. Но возникает такой тип желез, для которых роль химических раздражителей отходит на задний план и вся деятельность которых оказывается как будто вполне подчиненной секреторному нерву (слюнная железа).

Именно так мы представляем себе эволюцию взаимоотношений различных тканей с иннервирующей их нервной системой.

Когда речь идет о мышцах, то, очевидно, в процессе эволюции происходит постепенное совершенствование мышечных и нервно-мышечных приборов и на определенном этапе развития создаются такие отношения, когда поперечнополосатой мышце не пристало работать под влиянием той химической среды, которая обусловливает работу кишечника или работу сердца.

Действительно, в случае пищеварительного тракта, в случае сердца мы имеем дело с органами, которые непрерывно в течение всей жизни должны выполнять определенную автоматическую работу. Тут автоматизм оказывается вполне уместным. Что же касается поперечнополосатой скелетной мышцы, то по мере совершенствования организмов, по мере поднятия их по зоологической лестнице, по мере усложнения их взаимоотношений с окружающим миром требуется чрезвычайно четкое, точное подчинение мышцы импульсам из центральной нервной системы.

По мере развития у человека трудовых процессов, уточненных процессов, процессов музыкальной игры, письма и т. д. это подчинение центральной нервной системе становится еще более сложным и тонким.

Что мог бы сделать пианист, от которого требуют играть Листа или Шопена, если бы его мышцы под влиянием ацетилхолина, возникающего где-то в лимфатических железах, всей своей массой приходили в дея-

тельное состояние? Ясно, что утонченные, тонкие, координированные движения могут осуществляться только там, где имеется точное управление мышцами, точное командование ими посредством отдельных, изолированных двигательных волокон, а не массовое, суммарное влияние на них агентов среды.

Такой процесс постепенного совершенствования мышечной ткани и ее нервного прибора можно наблюдать и в истории развития каждого отдельного индивидуума, и в процессе развития всего вида, и в процессе развития различных видов и образования более или менее совершенных форм организации животных. Это совершенствование заключается в том, что мышечное волокно все больше и больше подчиняется нервной системе и все меньше и меньше становится способным реагировать на химические раздражители, приносимые с током крови.

Относительно ацетилхолина создалось такое представление, что мышца постепенно освобождается от его действия. Действительно, накопился громадный фактический материал, который позволил высказать такое утверждение. Во всяком случае оно совершенно правильно в отношении ацетилхолина, вводимого внутривенно через канюлю. Сначала уловили, что мышцы птиц реагируют на ацетилхолин и никотин, тогда как мышцы млекопитающих не реагируют на него. При тщательном анализе мышц амфибий оказалось, что одни мышцы реагируют на ацетилхолин, введенный внутривенно, а другие не реагируют. Отсюда появилось деление на тонические и нетонические волокна.

Далее выяснилось, что у одного и того же животного мышцы в эмбриональном периоде реагируют на ацетилхолин, а в постнатальном периоде не реагируют. Однако в дальнейшем оказалось, что и у взрослых животных тоже имеются мышцы, например глазные, которые реагируют на ацетилхолин, введенный извне.

Когда перешли к сравнению различных представителей беспозвоночных, то и там тоже удалось установить, что существуют мышцы, которые и реагируют, и не реагируют или слабо реагируют на ацетилхолин.

Сейчас мы имеем возможность всю массу мышечных волокон, с которыми мы встречаемся в царстве позвоночных и беспозвоночных, вплоть до млекопитающих (следовательно, до человека), разложить по определенной шкале, которая характеризуется различным отношением к химическим раздражителям. Есть мышечные волокна, которые реагируют на пять—шесть или во всяком случае на четыре химических агента; есть такие, которые реагируют на три, на два, на один агент и есть такие, которые совсем не реагируют ни на одно вещество.

Сложилось такое представление, что по мере совершенствования нервно-мышечного прибора мышцы освобождаются от влияния ацетилхолина и ему подобных веществ и становятся всецело под командование нервного волокна.

Но и тут не обходится без ацетилхолина. В последние годы было показано, что передача возбуждения с нерва на мышцу происходит посредством медиаторов, в том числе ацетилхолинового медиатора, который является обязательным и для поперечнополосатых скелетных мышц. Накопился большой фактический материал, свидетельствующий о том, что в процессе передачи возбуждения с нерва на мышцу, несомненно, какую-то роль играет и ацетилхолин. Есть ли это опять-таки ранняя стадия, которая потом перейдет в какую-то другую, или наряду с этой ацетилхолиновой передачей существует еще физический способ передачи — этого мы пока не знаем. Но есть бесспорные доказательства тому, что при передаче возбуждения принимает участие химический медиатор.

Это заставляет нас думать, что и функциональная нервная система не является каким-то случайным явлением, а представляет собой, может быть, дальнейший этап развития, определенную ступень развития трофической иннервации; что постепенно при каких-то условиях определенная часть нервов, нервных волокон, сначала только управлявших физико-химическим состоянием мышечных волокон и, таким образом, регулировавших их функциональные свойства, приобретает свойства моторных, т. е. пусковых, нервов, нервов функционального значения. Во всяком случае нам приходится сейчас утверждать, что исключение, и своеобразное исключение, представляет именно функциональный нерв, который мы констатируем только в поперечнополосатой скелетной мышце и до известной степени можем допустить в слюнных железах.

Чрезвычайно важным процессом в развитии этих иннервационных отношений является и постепенный переход от периферического автоматизма, который мы констатируем в случае сердца и пищеварительного тракта, к истинно рефлекторным формам деятельности через этап центрального автоматизма. Такой центральный автоматизм мы можем встретить в двух группах органов. С одной стороны, у амфибий есть так называемые лимфатические сердца, построенные из поперечнополосатой мускулатуры и работающие ритмически, под влиянием импульсов, периодически поступающих к ним от спинного мозга. Эта ритмическая деятельность такая же, как в случае кровяного сердца лягушки и нашего сердца, но импульсы к ним передаются от центральной нервной системы. С другой стороны, такой же центральный автоматизм характерен для дыхательного аппарата, который поддерживает в течение всей жизни двигательную работу определенных мышечных групп за счет импульсов, идущих из продолговатого мозга.

В обоих случаях мы столкнулись с поперечнополосатыми мышцами, которые работают еще автоматически, хотя уже под влиянием центрального автоматизма, и только до известной степени подчинены рефлекторным влияниям. Мускулатура локомоторная, обеспечивающая передвижение в пространстве и превращающаяся в передних конечностях человека в мускулатуру, обеспечивающую выполнение различных, более или менее сложных трудовых процессов, все больше и больше освобождается от этого автоматизма и подпадает целиком под рефлекторные влияния.

Следовательно, мы вправе думать, что наряду с этим постепенным переходом автоматизма с периферии на центральную нервную систему и с постепенной ликвидацией центрального автоматизма для перехода к рефлекторной деятельности идет и совершенствование самого органа — мышечной ткани. Намек на это мы получаем при сопоставлении большого числа различных мышечных образований млекопитающих. Все мышечные пучки млекопитающих животных можно расположить в определенную шкалу. Наиболее отсталым представителем, стоящим на самой низшей ступени развития, является глазная мышца, наиболее сохранившая старинные формы действия и до сих пор резко реагирующая на введенный извне ацетилхолин, а дальше идут различные представители мышечной ткани, вплоть до мускулатуры конечностей; дыхательная мускулатура, по-видимому, занимает какое-то среднее положение.

Таким образом, мы от изучения вегетативной нервной системы и ее взаимоотношений с периферической нервной системой пришли к известным представлениям о ходе эволюционного процесса, о ходе развития взаимоотношений между нервной системой и иннервируемыми органами.

Теперь мы можем представить себе, как в течение многовековой истории развития животных организмов шел этот эволюционный про-

цесс. Созданию этого представления помогло изучение индивидуального развития каждого отдельного организма. При этом оказалось, что в основных чертах биогенетический закон в данном случае вполне применим. В индивидуальном развитии млекопитающих мы обнаружили те же основные этапы, которые характерны и для всей зоологической лестницы, если широкий круг животных организмов поставить под исследование.

К этому же приводят нас и известные экспериментальные исследования. Давно стоит в биологии вопрос о том, обратим или необратим эволюционный процесс. И правильно приходят к заключению, до тех пор, пока структура не разрушена, эволюционный процесс обратим. Если орган исчез, тогда, конечно, эволюционный процесс становится необратимым и возврат к ранним формам функционирования, если он оказывается необходимым, осуществляется за счет формирования какого-нибудь нового органа и создания новых аппаратов. Но если в эволюционном процессе какой-нибудь орган потерял какую-нибудь функцию, но сам сохранился, он эту функцию может в известных условиях восстановить. Вот мы и приходим к следующему заключению (это для вас как для врачей, работающих в области хирургии, должно представлять интерес): всякая перерезка нерва, сопровождающаяся его дегенерацией, ведет не только к параличу мышцы, железы или другого органа, связанного с этим нервом, подчиненного этому нерву, но представляет собой процесс возврата мышечной ткани, как и других тканей, к более ранним формам существования, возврата на ранние этапы эволюционного развития. В частности, мы это констатируем на скелетных мышцах млекопитающих, когда после перерезки двигательного нерва обнаруживаем через несколько дней появление способности мышцы реагировать на введенный в кровь ацетилхолин. Целый ряд функциональных свойств этих мышц меняется. Так, они начинают реагировать на антидромные импульсы, идущие по чувствительному нерву, чего в норме нет. Если вы производите сшивание нерва и даете ему возможность регенерировать, то регенерация нерва ведет к тому, что мышца снова поднимается на тот уровень развития, с которого вы ее низвели.

Таким образом, процесс отключения мышцы или какого-нибудь другого органа от центральных импульсов влечет за собой не просто явление паралича, а такие глубокие изменения свойств мышцы, которые мы вправе аналогизировать с возвратом ее на низшие этапы развития. И регенерация нерва не есть просто процесс восстановления функции, но вместе с тем процесс прогрессивный, ведущий к тому, что мышца с низкого уровня развития снова поднимается на высокий уровень. С этим надо считаться, конечно, и во всех тех случаях, когда возникает вопрос, стóит ли заниматься регенерацией нерва, добиваться регенерации нерва и восстановления функции какой-нибудь небольшой мышцы. Я как физиолог должен сказать, что стóит, потому что речь идет не только о том, чтобы восстановить функцию какой-нибудь мышечной группы, которую как-то можно было бы компенсировать другими способами, но также и о том, чтобы эту мышечную группу вернуть к более высокому уровню ее функционирования. А это может сказываться и на всех остальных функциях организма.

Я изложил в кратких чертах те важнейшие достижения физиологии вегетативной нервной системы, которые мы имеем за последние годы и которые являются существенными дополнениями, поправками и расширениями классического учения о вегетативной нервной системе. Как видите, классическое учение в основном оказалось совершенно незыблемым, но потребовало только дальнейшего прогресса, дальнейшего развития.



ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

ЛЕКЦИЯ I

Товарищи, те несколько часов, которые мне придется провести с вами здесь, я хочу использовать для того, чтобы изложить вам некоторые основные вопросы физиологии нервной системы.

Прежде всего несколько слов относительно положения физиологии в системе современного медицинского образования, как первоначального, так и повышенного.

Часто у нас возникают очень большие споры относительно того, нужно ли врачам, имеющим законченное медицинское образование и прибывшим сюда для повышения своей квалификации, тратить время на пополнение своих знаний не только в практических медицинских вопросах, но и в медицинской теории или, вернее, в подготовительных к медицине науках. Дело в том, что, как бы хорошо вы ни прошли курс медицинского факультета или медицинского института в прежние годы, все-таки от момента завершения теоретической подготовки до окончания курса проходит обычно три года. После этого несколько лет врачи проводят на практической работе, лет восемь, а иногда и десять, и, конечно, за это время происходят такие серьезные сдвиги в развитии каждой отдельной науки, в частности нашей физиологии, что врач, прибывший сюда, уже оказывается совершенно отсталым в смысле своей теоретической подготовки, и не по своей вине, а просто в силу обстоятельств.

Кроме того, надо принять во внимание, что сама современная медицинская служба ставит все новые и новые требования, и требования такие, которые не ограничиваются достаточными знаниями в клинической медицине, а требуют углубленного изучения именно теоретических основ медицины. Это, конечно, не в равной степени относится к представителям различных специальностей — одним приходится углубляться больше, другим — меньше, но известные, хотя бы элементарные современные представления нужно иметь всем.

Это вынуждает нас настаивать на том, чтобы часть времени из тех двух лет, которые даются на усовершенствование врача, тратилась на теоретические предметы, в частности на физиологию.

Но тут же начинается второе затруднение. С одной стороны, все вы люди уже квалифицированные, врачи с известным стажем и, казалось бы, достаточно подготовлены к тому, чтобы вам можно было просто излагать новости науки. С другой стороны, приходится учитывать, что проходит много лет от момента окончания курса физиологии и до прихода сюда, что многое естественным порядком забывается, неизбежно забывается, и мы попадаем в затруднительное положение, излагая какие-то новости науки. Поэтому приходится все-таки немножко повторять и элементарные

---

[1] Цикл лекций, читанных в Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова с 19 по 29 декабря 1946 г. Публикуется впервые. (*Ред.*).

вещи, только в такой мере, чтобы сделать предмет доступным в дальнейшем.

Мне предстоит сейчас ознакомить вас с физиологией нервной системы. Разрешите начать с самых элементарных вещей.

Все вы хорошо знаете, что нервная система играет очень определенную и вместе с тем очень разнообразную роль в организме человека и в организме животных, так как она принадлежит к числу так называемых возбудимых органов. Нервная система построена из ткани, которая обладает двумя основными свойствами — возбуждаться под влиянием тех или иных внешних раздражителей и распространять это возбуждение, передавать его соседним частям.

Эти два кардинальных свойства нервной системы — возбудимость и проводимость — в сущности и определяют ее положение в организме. Все остальные функциональные проявления, которые характерны для первоначальных клеточных образований, примитивных клеточных образований, оказываются в нервной ткани до такой степени ослабленными или маскированными, что очень часто думают, что никаких других функциональных проявлений нервная система не дает.

Конечно, это неверно. Мы сейчас хорошо знаем, что не только центральным нервным образованиям, но и периферическим нервам свойствен определенный обмен веществ: они потребляют заметно уловимые количества кислорода, образуют углекислоту и целый ряд других продуктов распада, обмениваются этими продуктами с окружающей их средой и, следовательно, влияют на эту среду своими метаболитами. Вместе с тем они сами захватывают кое-что из этой среды и таким образом устанавливают не только внутренний обмен в самой нервной системе, но и определенный обмен между нервными элементами и окружающей средой, тканями, продуцируют тепло.

Еще два десятка лет назад считалось, что никакой теплопродукции в нервном волокне нет. Сейчас благодаря очень чувствительным и точным методам измерения выяснилось, что нервные элементы, так же как все другие, при своем обмене, при окислительных процессах и при целом ряде неокислительных химических превращений продуцируют довольно заметное, измеряемое количество тепла. Словом, нервные элементы обладают очень разносторонним обменом веществ и энергии. Однако доминирующим, наиболее характерным для них свойством, их функциональной особенностью является способность осуществлять своеобразный процесс возбуждения под влиянием внешних толчков и передавать это возбуждение соседним участкам.

В результате такой специальной приспособленности нервных элементов, специального усиления и совершенствования именно этих функциональных свойств — возбудимости и проводимости — нервная система и заняла в организме своеобразное положение.

Основная задача, выполняемая ею в организме, — это установление связи между различными отделами человеческого организма или организма животного, установление связи путем передачи так называемых нервных импульсов. Эти взаимоотношения частей охватывают собой целый ряд функций и делают возможным регулирование деятельности одних органов со стороны других органов.

Но этим дело не ограничивается. На поверхности всего тела и на поверхности внутренних полых трубок животных и человека разбросано большое количество специальных образований, которые дают возможность различного рода толчкам из внешней среды воздействовать на нервные элементы и вызывать в них процессы возбуждения. В ре-

зультате этого нервные импульсы текут по нервной системе и опять-таки передаются различным органам, или вызывая их к деятельности, или ослабляя эту деятельность, одним словом, оказывая то или иное регулирующее влияние на другие органы.

Следовательно, мы можем формулировать эти положения следующим образом: нервная система в организме играет роль аппарата связи, который устанавливает взаимоотношения между отдельными частями организма, с одной стороны, и между организмом и его отдельными частями и окружающей средой — с другой.

Вы хорошо знаете, что ни один живой организм не существует вне воздействия внешней среды. Все организмы находятся в среде, в которой непрерывно происходит целый ряд физических и химических процессов. Все эти химические, физические и механические явления воздействуют на организм, и он, таким образом, оказывается все время под непрерывно изменяющимися влияниями окружающей среды.

Само собой понятно, что все эти влияния при определенной интенсивности и при определенных условиях могли бы создать очень существенные изменения в состоянии живого вещества. И вот, в процессе эволюции выработались такие приспособления у организма, которые дают ему возможность существовать и сохранять какое-то постоянство, какой-то свой своеобразный характер, определенные функции, несмотря на постоянные толчки из внешней среды, и, кроме того, позволяют организму приспосабливаться к этим внешним толчкам и постоянно так приноравливаться, так регулировать и видоизменять свое состояние и свою деятельность, чтобы, с одной стороны, закономерно и выгодно для себя реагировать на воздействия внешней среды, а с другой — сохранять какое-то постоянство, сохранять какие-то свои особенности.

Все это достигается благодаря деятельности этого очень важного связного аппарата — нервной системы.

Нервные элементы, обладающие способностью возбуждаться и проводить, передавать возбуждение на соседние части, не непосредственно подвержены действию внешних толчков, действию тех или иных раздражителей. Между нервными элементами и окружающей средой или внутренней средой организма оказываются еще вставленными известные промежуточные приборы, которые носят название «рецепторы».

В прежнее время употребляли название «органы чувств». Говорили об органах высших чувств, об органах низших чувств, исходя из того факта, что многие из этих приборов при своем возбуждении под влиянием толчков из внешней среды вызывают процессы возбуждения в нервной системе и те своеобразные субъективные переживания, которые мы называем ощущениями.

В настоящее время мы предпочитаем объективный термин, который не затрагивает вопроса о том, сопровождается ли этот толчок каким-нибудь субъективным переживанием, субъективным ощущением или нет, а говорит о том, что данный орган — рецептор — характеризуется тем, что воспринимает внешнее раздражение, передает его нервным элементам и создает таким образом повод для притекания импульсов к другим отделам нервной системы и через нее к различным органам тела.

Следовательно, рецептор характеризуется именно тем, что он является посредником между толчками внешней среды и собственно нервными элементами. В дальнейшем нам придется разобрать роль отдельных рецепторов и выяснить, какие из них дают в конечном итоге субъективные ощущения, какие не дают, какая между ними разница и т. д.

Этих рецепторов бесконечно большое количество. Как я говорил, они разбросаны прежде всего по всей поверхности нашего тела и воспринимают те раздражения, которые исходят из окружающей нас внешней среды. Эти рецепторы принято обозначать словом «экстерорецепторы». Этим словом, латинским, подчеркивается, что речь идет о восприятии толчков снаружи, из внешней среды.

Огромное количество рецепторов расположено на внутренней поверхности полых органов, полых трубок — по всему пищеварительному тракту, от ротовой полости до анального отверстия, в мочеполовой системе. Всюду имеется огромное количество рецепторных приборов, раздражающихся веществами, попадающими в эти полые органы, или теми процессами, которые в этих полых органах разыгрываются, может быть иногда — их химическими продуктами. Эти приборы обозначают словом «интерорецепторы». Они подают в нервную систему импульсы со стороны внутренних поверхностей полых органов, которыми так богат животный организм.

Третью категорию рецепторов составляют те рецепторы, которые расположены уже в самой толще тканей, внутри самих органов нашего тела и приводятся в раздражение, получают толчки для возбуждения в силу тех процессов, которые разыгрываются в самих тканях, в самих органах. Эти рецепторы принято обозначать словом «проприорецепторы».

В первую очередь к проприорецепторам относятся разнообразные аппараты, находящиеся в мышечной ткани как в самом сократительном веществе мышцы, так и на границе мышечного и сухожильного вещества в местах прикрепления сухожилий к костям, в суставных связках и т. д. Это огромное количество рецепторных приборов, которые приводятся в действие, возбуждаются и передают потом свое возбуждение нервной системе в тех случаях, когда происходят какие-то изменения в состоянии мышечной ткани: или мышцы сокращаются, или из сокращенного состояния переходят в расслабленное, изменяется длина мышцы, напряжение мышцы, изменяется положение костей друг около друга, следовательно, происходит механическое раздражение суставных связок и т. д. Вся эта масса механических влияний, возникающих в результате мышечной деятельности, является поводом для раздражения целой системы рецепторов, расположенных в двигательных аппаратах, и отсюда поступают импульсы в остальные отделы центральной нервной системы. Это один из примеров проприорецепторов.

Другой пример проприорецепторов — это аппараты вестибулярной части нашего внутреннего уха. Внутреннее ухо, как вы знаете, состоит из двух частей — улитковой и вестибулярной. Улитковая часть воспринимает внешние звуковые толчки, а вестибулярная часть воспринимает изменения положения головы в пространстве или те ускорения, которые возникают при тех или иных движениях головы, и посылает целую серию импульсов в нервную систему.

Промежуточное положение занимают рецепторы, которые расположены внутри сосудистой системы. Еще с конца прошлого столетия постепенно обнаруживалось все большее и большее количество рецепторных приборов, расположенных внутри сосудистой системы, внутри кровеносной системы. Впервые они были найдены в аорте, затем в области раздвоения сонной артерии на внутреннюю и внешнюю сонные артерии, затем в области a. meningea media и в целом ряде других артерий. В сосудах внутренних органов обнаружены более или менее значительные скопления рецепторных приборов.

Все эти рецепторы сигнализируют в центральную нервную систему о состоянии внутри кровеносной нервной системы. Одни авторы относят их к группе интерорецепторов, т. е. рецепторов, несущих импульсы от внутренних органов, а другие относят их к системе проприорецепторов, так как они возбуждаются изменениями в деятельности самих органов.

Такова классификация рецепторов по признаку расположения их в организме и соотношения с теми или иными источниками раздражений. Экстерорецепторы получают раздражения из внешнего мира и обеспечивают, таким образом, реакцию организма на воздействия внешней среды. Интерорецепторы расположены во внутренних органах, главным образом на поверхности полых органов, и приносят организму импульсы из этих полостей. Проприорецепторы расположены внутри различных органов и приводятся в действие всякими изменениями в состоянии самого организма. Значит, то или иное изменение функции организма, то или иное изменение в деятельности органов дает толчок для возбуждения этих проприорецепторов, и таким образом устанавливаются взаимоотношения между частями организма.

Вся система экстерорецепторов в свою очередь подразделяется на несколько категорий, по разным признакам. Прежде всего один новый признак деления — это возможность воздействия того или иного внешнего агента или физического агента непосредственно на ткани организма, непосредственно на рецепторы, или воздействия со стороны. Деление очень условное, но во всяком случае оно применяется и используется, имеет известный практический смысл.

Говорят о контактных рецепторах и дистантных рецепторах. Контактные — это те рецепторы, которые непосредственно подвержены воздействию внешних агентов путем соприкосновения, путем контакта. Например, огромное количество рецепторов, которые покрывают всю поверхность кожи и реагируют на воздействия из внешней среды, — механические (прикосновение, давление, сжатие, растяжение кожи), термические (прикосновение нагретых или охлажденных предметов), т. е. воздействия, принадлежащие к числу контактных раздражителей. А есть раздражители, которые действуют на организм с большого расстояния, например световые волны. Источник света, например солнце, находится где-то очень далеко, но оно посылает свои лучи и лучи эти действуют на рецепторы нашего зрительного прибора, нашего глаза; у некоторых животных они воздействуют на рецепторы, расположенные на кожной поверхности, которые раздражаются световыми лучами. Это — дистантные рецепторы.

Слуховой прибор — это тоже дистантный рецептор, потому что звучащее тело, генератор звука находится где-то в отдалении, не соприкасается с нашим телом, а звуковые волны, достигая рецепторов, приводят их в возбужденное состояние, в деятельное состояние.

Но вместе с тем понятно, что такое деление очень условно. Не всегда так легко провести грань между дистантным и контактным рецепторами. Если взять, например, те термические рецепторы, которые находятся на кожной поверхности, то они могут раздражаться и вести к определенным эффектам: субъективным — в виде ощущения тепла или холода, и объективным — в виде того или иного изменения деятельности организма, как при условии, если нагретый предмет непосредственно прикасается к кожной поверхности и действует как контактный раздражитель, так и при условии, если он действует на вас с расстояния. Например, если вы подставите участок кожи действию нагретого камня или какого-нибудь раскаленного тела, то идущие от него инфракрасные

тепловые лучи будут воздействовать на эти же рецепторы и приводить их в деятельное состояние. Так что эти рецепторы одновременно являются и контактными, и дистантными.

Несмотря на условность этого деления с ним, однако, надо считаться и всегда иметь его в виду.

Второй признак деления — это деление по характеру тех внешних агентов, которые воздействуют на рецепторы и приводят их в деятельное состояние. Вам уже должно быть ясно из того, что говорилось, что рецепторы играют своеобразную роль переводчиков одного вида энергии в другой.

Процесс нервного возбуждения есть процесс определенного превращения энергии. В основе нервного возбуждения лежат известные химические превращения, известные физические процессы; они связаны и с превращением энергии. Так вот, посредником между внешними видами энергии и процессами, разыгрывающимися в организме и связанными с известными энергетическими затратами является деятельность этих рецепторов. Эти рецепторы являются до известной степени специфичными в том отношении, что по самой своей организации они оказываются избирательно раздражимыми для различного рода внешних толчков.

Не все превращения, происходящие в окружающей среде, в одинаковой мере охватывают своим влиянием те или иные рецепторы. По этому признаку мы делим рецепторы на фоторецепторы — это те рецепторы, которые раздражаются световой энергией, световыми лучами; фонорецепторы — те, которые раздражаются звуковыми колебаниями; тангорецепторы, или тактильные рецепторы, раздражающиеся прикосновением; терморецепторы, т. е. реагирующие на температурные изменения.

Когда мы переходим к внутренним органам, к поверхности полых органов с их слизистыми оболочками, так или иначе устроенными, то тут уже не приходится говорить, конечно, о фонорецепторах или о фоторецепторах, но тангорецепторы — рецепция механических толчков, тактильная рецепция здесь очень сильно представлена и в очень различных вариациях. Затем выступают на сцену новые рецепторы — барорецепторы, которые реагируют на колебания давления внутри полостей. Эти барорецепторы, с одной стороны, имеются в полых органах и, с другой стороны, в нашей кровеносной системе и воспринимают всякие изменения внутрисосудистого давления. Во внутренних органах и в кровеносной системе могут быть и терморецепторы, и хеморецепторы, раздражающиеся теми или иными химическими агентами и, следовательно, обеспечивающие воздействие на химические превращения, на наличие тех или иных химических агентов в окружающей среде. Вот различные формы классификации.

. Спрашивается: абсолютно ли специфичны эти рецепторы и могут ли нервные волокна на все эти виды энергии отвечать сами по себе, без рецепторов?

Оказывается, что приходится говорить, как принято в физиологии, об общих раздражителях и специфических раздражителях; последние требуют обязательного наличия специальных органов — рецепторов, а общие раздражители могут и непосредственно, без специальных рецепторов воздействовать на нервные волокна.

К числу общих раздражителей относятся все виды энергии, только при достаточно значительном количественном выражении. Например, если вы надавите механически на оголенный нервный ствол, то вы можете получить и известные субъективные ощущения, и известную объективную реакцию со стороны организма, но давление это должно быть

более значительным, чем то, которое вы должны оказать на специфически устроенные тангорецепторы.

То же самое касается термических раздражителей. Если вы сильно накаленным предметом прикоснетесь к нерву, вы можете привести его в деятельное состояние, но для этого требуются такие колебания температуры, которые во много раз превосходят колебания, воспринимаемые расположенными на кожной поверхности терморецепторами.

Следовательно, каждая категория рецепторов специализировалась на том, чтобы минимальные превращения энергии или минимальные колебания в энергии того или иного вида воспринимать и передавать связанным с ними нервным волокнам. Нервные же волокна сохранили довольно грубую раздражимость в отношении тех же видов энергии, причем нервные элементы более или менее одинаково реагируют при одинаковом количественном выражении всех этих различных видов энергии и уже не обнаруживают в этом отношении никакой специфичности, а рецепторы избирательно реагируют на тот или иной вид внешней энергии. Таким образом, к ним можно применить название «трансформаторы внешней энергии». Но при этом нужно помнить, что слово «трансформатор» употребляется здесь не только в количественном, но и в качественном отношении. Количественно они трансформаторы в том смысле, что сравнительно слабое выражение внешней энергии превращают в довольно ощутимый физический процесс, следовательно, как бы играют роль известных усилителей; качественно же они являются трансформаторами, потому что превращают тот или иной вид внешней энергии в процесс нервного возбуждения. Рецепторы — посредники между внешней средой и нервным элементом; конечным результатом возбуждения всякого рецептора является одинаковый по существу нервный импульс, протекающий в различных нервных волокнах. В этом смысле и употребляют выражение, что рецепторы являются трансформаторами внешней энергии, превращающими различные виды внешней энергии в процесс нервного возбуждения.

Что же происходит с теми импульсами, которые возникают под влиянием тех или иных раздражений в тех или иных рецепторах?

Все рецепторы связаны с нервными волокнами, и если мы говорим о примитивных организмах, то картина создается такая, что возбуждение, возникшее в результате нанесенного раздражения в каком-нибудь одном рецепторе, в каком-нибудь одном участке тела вызывает процесс возбуждения в близлежащих нервных элементах и может затем неограниченно распространяться по всей системе нервных волокон и нервных элементов, может охватить весь организм.

Существует так называемая диффузная нервная система, не имеющая никаких препон для распространения возбуждения. В такой системе возбуждение свободно распространяется по всем направлениям и охватывает собой все нервные элементы независимо от того, где и какой толчок нанесен. Такая организация нервной системы является чрезвычайно простой, примитивной и обеспечивает организму возможность общей генерализованной реакции на любой внешний раздражитель, например, позволяет организму из распластанного состояния перейти в суженное, с уменьшенной поверхностью, как-то защититься, но не допускает никаких дифференцированных действий.

Нервная система более высоко организованных животных характеризуется тем, что процесс возбуждения, возникший в том или ином рецепторе, находит себе определенные пути распространения по нервным элементам и ведет к дифференцированным процессам в организме, к диф-

ференцированным действиям, к дифференцированным поступкам, к дифференцированным рефлекторным реакциям — изменениям в обмене веществ, деятельности желез и т. д. Такое высокое развитие нервной системы связано прежде всего с определенными анатомическими особенностями, а кроме того, с определенными функциональными приспособлениями, которые и создают возможность такого разграниченного, дифференцированного проведения возбуждения по нервной системе, возможность дифференцированного охвата деятельностью или изменения деятельности тех или иных органов.

Первое проявление этой дифференциации мы находим в делении всех нервных элементов на элементы афферентной и эфферентной системы. Афферентные, или центростремительные, нервные элементы — это те, которые приносят импульсы от различных рецепторов к центральным нервным образованиям внутри организма, а эфферентные, или центробежные, выносящие нервные элементы — это те, которые несут импульсы от этого центрального прибора к тем или иным органам и вызывают в них деятельность или переход от деятельности к покою, или те или иные изменения в степени деятельности.

Само собой понятно, что эти центростремительные, или афферентные, волокна и центробежные, или эфферентные, волокна где-то друг с другом оказываются связанными, в какой-то центральной станции — в центральной нервной системе.

В первую очередь нам надлежит разобраться в том, какими особенностями характеризуется афферентная система, та система, которая несет раздражения от различных рецепторов к центру.

Вы хорошо знаете, что мы сейчас у позвоночных животных различаем пути, по которым проходят афферентные и эфферентные импульсы. Мы строго различаем систему волокон, которые проходят по задним и по передним корешкам спинальных нервов. Закон Белла и Мажанди гласит, что задние корешки являются проводниками афферентных импульсов, проводниками чувствительности, а передние корешки являются проводниками эфферентных, или выходящих из центральной нервной системы импульсов. Это общее положение, которое в целом должно быть принято, но к которому нужно сделать ряд дополнений и поправок.

Закон этот очень старый, он относится еще к 30-м годам прошлого столетия. Первоначально он был сформулирован так, что задние корешки являются чувствительными, передние корешки являются двигательными, потому что тогда были известны только эти две функции нервной системы — чувствительность и выполнение движений.

Однако с течением времени выяснилось, что центробежные волокна не всегда являются двигательными волокнами, что, кроме двигательных, существует еще большое количество центробежных волокон, выполняющих совершенно иные функции.

Еще в середине прошлого столетия было установлено, что существуют волокна, которые вызывают сокращения скелетной мускулатуры (двигательные волокна), волокна, которые управляют работой желез (секреторные волокна), существуют волокна, которые изменяют просвет кровеносных сосудов (вазомоторные, или сосудодвигательные, волокна), подразделяющиеся в свою очередь на сосудосуживающие и сосудорасширяющие, на вазоконстрикторы и вазодилататоры.

Следовательно, приходится говорить вообще о центробежной функции нервов, т. е. об участии нервов в проведении импульсов от центральной нервной системы к тем или иным периферическим органам и об управлении этими органами.

Все афферентные, или центростремительные, волокна сначала назывались чувствительными волокнами, потому что было известно, главным образом на основе показаний клиники, что раздражение этих заднекорешковых волокон дает те или иные субъективные ощущения (ощущение боли, прикосновения и т. д.), что при поражении этих нервов может наблюдаться выпадение чувствительности в тех или иных участках тела; затем убедились, что при раздражении центрального конца этих нервов возникают рефлекторные ответы.

В настоящее время мы избегаем слова «чувствительные» нервы по многим основаниям. Во-первых, это мешает нам обобщить наши представления о человеческом организме и организме животных. Про животных мы, собственно, никогда не можем определенно сказать, чувствует оно что-нибудь или не чувствует. Во-вторых, выяснилось, что в человеческом организме во многих случаях от рецепторов бегут импульсы к центральной нервной системе и вызывают очень серьезные, ответственные реакции организма без того, чтобы это сопровождалось какими-то субъективными ощущениями, субъективными переживаниями. Поэтому пришлось отказаться от слова «чувствительный» нерв и применять это название только в том случае, когда достоверно известно, что по данному нервному волокну проходят импульсы, приводящие к возникновению субъективных ощущений. Эти волокна составляют только часть более широкой категории волокон, которые несут импульсы от различных рецепторов к центральной нервной системе и вызывают те или иные эффекты в организме, объективно наблюдаемые, независимо от того, сопровождаются они субъективными ощущениями или нет.

Теперь нам нужно выяснить вопрос: каким же образом происходит передача возбуждения с рецепторов на афферентные волокна, с афферентных волокон на эфферентные волокна и, наконец, с эфферентных волокон на те или иные рабочие органы?

Мы сейчас знаем, что неудержимо распространяющийся процесс превращения энергии в волокнах нервной системы сопровождается известными термическими (минимальными) и очень резко, отчетливо выраженными электрическими явлениями, возникновением и распространением отрицательных электрических потенциалов. То, что распространение нервного возбуждения связано с определенной электрической реакцией, или что, вернее, в комплекс тех явлений, которые характеризуют процесс возбуждения, входят известные электрофизиологические явления, дает нам возможность во многих случаях использовать их для того, чтобы судить о ходе нервного возбуждения внутри организма и о том характере, который оно приобретает.

Эти электрические явления интересны в различном отношении. Во-первых, будучи важной, резко выраженной стороной процесса возбуждения, они заставляют нас задумываться над тем, каким образом они возникают, как они связаны с другими сторонами процесса нервного возбуждения, составляют ли его основу, как думают некоторые, или только одно из проявлений нервного возбуждения. Это — вопрос, касающийся сущности возбудительного процесса. Во-вторых, эти электрические явления — очень удобный показатель. Раз они представлены в настолько отчетливой форме, что наши регистрирующие приборы позволяют их легко улавливать и записывать, то это прекрасное средство для того, чтобы с их помощью наблюдать за ходом распространения возбудительного процесса. В этих двух направлениях и идет работа по изучению электрических явлений.

Использование электрических явлений для суждения о характере деятельности различных органов и о порядке распространения возбуждения в нервной системе приводит нас к очень интересным заключениям относительно самого процесса работы различных рецепторов и относительно способа раздражения афферентных нервных волокон, которые потом несут импульсы к центральной нервной системе.

Исследованиями последнего десятилетия доказано, что каждый рецептор, избирательно реагирующий на тот или иной вид раздражения, может рассматриваться как генератор электрических токов, электрических импульсов или импульсов возбуждения, которые имеют известное внешнее электрическое выражение. Если вы приложите электроды к нервному стволу, идущему от того или иного участка тела, допустим, к какому-нибудь кожному нерву, и будете раздражать соответствующий участок кожи нагреванием или прикосновением с помощью нагретого предмета, или будете колоть его иголкой, или прикоснетесь к нему тупым предметом, вы будете возбуждать различные рецепторы нашего тела, а электрический регистрирующий прибор даст вам соответственные показания.

Каждый рецептор может рассматриваться как генератор импульсов. Вы прикоснетесь один раз к какому-нибудь рецептору, в ответ на это получаете разряды, серию импульсов из рецептора. Вы можете длительно раздражать рецептор: вы укололи его булавкой и держите булавку. Оказывается, что в ответ на это разыграется уже несколько иная картина генерации этих импульсов. Вы можете уловить разницу в рецепторах, которые реагируют на укол, на термические прикосновения, на легкие механические прикосновения. Одни рецепторы дают частые импульсы, другие рецепторы дают более редкие импульсы. Одни дают длинную серию импульсов на протяжении нескольких десятков секунд, другие — секунд, а некоторые уже на протяжении дробных долей секунды (в тысячных долях секунды). Между различного рода рецепторами существует огромное разнообразие в смысле частоты и длительности импульсов.

Далее оказывается, что в зависимости от состояния возбудимости организма, от условий, в которых находится организм, от интенсивности раздражителей, от длительности раздражителей, рецепторы одного и того же порядка могут давать иногда более длинные серии импульсов, иногда — более короткие.

Следовательно, мы можем представить себе, что по афферентным волокнам к центральной нервной системе постоянно притекают как бы пулеметные очереди большей или меньшей длины. Но если наши пулеметы характеризуются тем, что каждый дает 8, 10 или 12 выстрелов в 1 мин., то тут налицо аппарат, который может известным образом варьировать свою деятельность — давать то 4 импульса, то 20, то 80 импульсов в единицу времени. Каждый из этих аппаратов различно устроен и имеет определенный лимит, определенные границы, внутри которых он может эти вариации осуществлять.

Сами же волокна реагируют так, что они эту поданную им из рецептора серию импульсов распространяют дальше уже неудержимо. Нервные волокна позвоночных животных характеризуются тем, что не обнаруживают так называемого декремента, т. е. не обнаруживают ослабления импульсов по пути. Импульс, возникший в одном конце нервного волокна, неудержимо распространяется по волокну вплоть до всех его конечных разветвлений.

Однако это не обязательное правило. Среди беспозвоночных животных имеются такие, у которых нервные волокна не обладают способностью

беспрерывного и не угасающего распространения возбуждения. Могут попасться и попадаются нервы, в которых возбуждение, возникшее в одном пункте, постепенно глохнет, гаснет и может не дойти до конца; требуется раздражитель определенной длительности и силы, чтобы импульсы его распространились на весь путь, иначе они по дороге заглохнут.

Наши нервы характеризуются тем, что в нормальных условиях никакого декремента они не обнаруживают и возбуждение распространяется неудержимо вдоль всего нервного волокна.

Что это значит — вдоль всего нервного волокна?

Вы знаете, что мы сейчас строение нервной системы представляем себе как результат объединения огромного количества — многих миллионов, а может быть и миллиардов — нервных элементов, нервных клеток с их отростками, так называемых нейронов, т. е. признаем нейронное строение нервной системы. В этой системе мы имеем огромное количество нервных элементов, которые последовательно и параллельно друг с другом связаны. Для нас важно, что связь эта (принцип цепи, с которым мы встречаемся в нервной системе позвоночных животных и, в частности, у человека) выражена трехнейронной системой: афферентный нейрон, эфферентный нейрон и заключенный между ними вставочный, или соединительный, нейрон. Эти три нейрона вместе составляют примитивную рефлекторную дугу, примитивный нервный путь.

Рецептор, связанный с одним концом афферентного нейрона, передает возбуждение по этому волокну; возбуждение бежит и охватывает собой все тело нервной клетки и его отростки, т. е. весь афферентный нейрон приводится в возбуждение. На этом возбуждение могло бы закончиться, но афферентный нейрон своими окончаниями внутри центральной нервной системы вступает в связь с какой-то звездчатой клеткой, со вставочным нейроном, которому передает свое возбуждение. Эта звездчатая клетка может разбросать возбуждение по всем своим отросткам, которые вступают в связь с различными элементами уже третьего порядка — с моторными или вообще с эфферентными клетками — с клетками, которые дают от себя эфферентные импульсы.

Благодаря такому строению нервной системы, даже если вы имеете дело с одним рецептором и с одним волокном, идущим от этого рецептора по направлению к центральной нервной системе, импульсы, идущие по одному волокну, сразу же могут быть разбросаны на десяток или на несколько десятков вставочных элементов, а каждый вставочный нейрон в свою очередь может разбросать это возбуждение на десятки эфферентных элементов. Получается как бы расходящаяся воронка, которая дает возможность импульсу, вышедшему из одного рецептора, вызвать эффекты в очень удаленных друг от друга частях нашего организма.

Наряду с этим каждая такая вставочная клетка или вставочный нейрон получает импульсы со стороны нескольких афферентных волокон и может разбросать эти импульсы к нескольким эфферентным элементам. Следовательно, каждый эфферентный нейрон может получать импульсы от нескольких вставочных клеток, которые в свою очередь получат импульсы от нескольких афферентных волокон. В этом случае можно говорить об обратной картине — о сходящейся воронке, благодаря которой из разных участков тела импульсы притекают к одним и тем же вставочным элементам, а от них переходят к определенным эфферентным волокнам. Иначе говоря, каждое афферентное волокно может очень широко разбросать свои импульсы по различным частям тела, а каждое эфферентное волокно может собрать на себя влияния со стороны очень

большого количества рецепторов, разбросанных в различных участках нашего тела.

Таким образом, вся наша центральная нервная система представляет собой огромную нервную станцию, в которой происходит объединение влияний, объединение импульсов, идущих от миллионов или миллиардов рецепторных элементов, расположенных на поверхности и внутри нашего тела, и передача этих импульсов на бесконечно большое количество отдельных органов и отдельных элементов, входящих в состав того или иного органа.

Если употребить грубое сравнение, то мы можем сказать, что вся наша центральная нервная система представляет собой очень сложно построенный коммутатор, который дает возможность передавать возбуждение на различные приносящие пути и на различные выносящие пути. В этом коммутаторе мы видим проводниковые элементы приносящие и относящие; приносящие от приемников, от рецепторов и относящие к выполнителям — генераторам различной деятельности. Значит, мы имеем огромную систему различных реле, которые позволяют переключать это возбуждение на тот или иной путь.

Но что требуется для того, чтобы это распространение шло не беспардонно, как говорил Иван Петрович Павлов, т. е. не распространялось бы неограниченно, без всяких толчков, без всякой регуляции?

Тут мы опять-таки видим аналогию с тем, что имеется в наших, человеческими руками создаваемых, коммутаторах. Это — возможность вставлять те или иные реле и направлять возбуждение по тому или иному пути. Вставочные элементы и играют роль, с одной стороны, этих реле, а с другой стороны, усиливающих и ослабляющих трансформаторов, потому что они могут обеспечить распространение на большое количество эфферентных волокон и могут ограничить это количество.

Одиночный импульс, пришедший с афферентного волокна, может вызвать во вставочном нейроне известный процесс, в результате которого возникнет большое число импульсов, или, наоборот, большое число импульсов, приходящих к одному элементу, может в нем вызвать ответную реакцию, которая будет сопровождаться трансформацией ритма, ограничением числа импульсов, и эфферентный нейрон будет получать меньшее количество импульсов.

Это сравнение с коммутаторами, реле и радиостанциями, конечно, очень грубое, очень примитивное, но оно имеет очень большое значение. Я должен вам сказать, что один из виднейших представителей телемеханики и автоматики, академик В. И. Коваленков, бывший профессор Ленинградского электротехнического института, теперь директор Института автоматики и телемеханики, в течение двух-трех лет очень внимательно штудировал книгу И. П. Павлова о физиологии больших полушарий головного мозга и мою книгу «Лекции по физиологии нервной системы». По его словам, нервная система — это такой высокий образец телемеханики, автоматики и регуляции, что он, как работник этой области, находит себе в ее деятельности прекрасный пример того, как нужно строить телемеханическую и автоматическую аппаратуру. Он говорил, что сейчас ему удалось создать целый ряд новых конструкций, которые являются более совершенными, чем прежние, и что руководствовался он при этом теми закономерностями в физиологии нервной системы, которые изложены в книге И. П. Павлова.

Значит, когда мы делаем такое сравнение, то не потому, что хотим сказать, что это простой коммутатор и обычные реле. Ведь вы знаете, что этих реле существуют десятки и сотни, построенных по самым различ-

ным принципам. Каков принцип построения реле в центральной нервной системе, мы еще не знаем, но знаем внешнее проявление его деятельности — оно направлено к использованию определенной аппаратуры и определенной механики для того, чтобы неограниченное распространение возбуждения превратить в ограниченное, регулируемое и контролируемое. Эти принципы остаются в силе.

Что здесь для нас важно?

Один важный момент подчеркнут Шеррингтоном на основании очень точных исследований и подсчетов. Оказывается, что количество афферентных волокон, которые собирают импульсы с периферии, с поверхности нашего тела и из внутренних органов и несут эти импульсы в центральную нервную систему, во много раз больше, чем количество волокон, которые выносят импульсы из центральной нервной системы к органам. Эфферентных волокон сравнительно очень ограниченное число, и каждое из них идет или к мышечному пучку, или к железистой клетке, или к сосудистой трубке.

Итак, гораздо больше тех волокон, которые собирают импульсы от рецепторов и подают сигналы к центральной нервной системе; в результате этих сигналов и происходит передача возбуждения.

Затем очень важно, что каждое афферентное волокно, получающее импульсы от какого-нибудь одного или, в некоторых случаях, от какого-нибудь десятка отдельных рецепторных пунктов, приводит эти импульсы к центральной нервной системе и внутри центральной нервной системы распадается на коллатерали. Это так называемые заднекорешковые волокна. Как вы знаете, клеточные тела этих нервных волокон расположены в межпозвоночных ганглиях, в спинальных ганглиях или в соответствующих им ганглиях черепномозговых нервов. Войдя в состав центральной нервной системы, проксимальный отросток заднекорешкового волокна обязательно делится на коллатерали и распространяется внутри спинного мозга по нескольким сегментам, захватывая обычно три-четыре сегмента вверх и один-два сегмента вниз. В каждом сегменте эти коллатерали встречают несколько вставочных клеток, которые и передают возбуждение уже эфферентным клеткам.

Значит, уже на таком низком уровне центральной нервной системы, как спинной мозг, создается возможность очень разнообразной передачи импульсов от афферентного волокна к эфферентному, с вовлечением одного или нескольких сегментов, с вовлечением правой и левой половин спинного мозга, потому что оказалось, что или сами коллатерали входят и в свою половину и переходят на противоположную сторону, или они на своей половине заканчиваются у вставочных нейронов, которые посылают свои аксоны в противоположную сторону спинного мозга.

Следовательно, внутри спинного мозга обеспечивается возможность сегментарной и межсегментарной передач, односторонней передачи — ипсилатеральной, или передачи на противоположную сторону — контрлатеральной. Таким образом, вы видите огромное разнообразие уже внутри одного спинного мозга.

Но этим дело не ограничивается. Оказывается, что одни афферентные элементы посылают свои коллатерали по столбам белого вещества спинного мозга, посылают их вверх до продолговатого мозга; другие заканчиваются у специальных клеток в задних рогах серого вещества спинного мозга, от которых аксон продолжается вверх и доходит до продолговатого мозга, до моста, до таламуса; там оказывается новый вставочный элемент, который передает возбуждение дальше, вплоть до коры больших полушарий.

Таким образом, мы видим, что этот огромный коммутатор построен так, что имеется несколько уровней или несколько этажей, на которых происходит или может происходить передача возбуждения с афферентных систем на эфферентные системы. Таким строением создается возможность одним и тем же раздражением вызвать спинномозговые рефлексы через спинной мозг, рефлексы продолговатого мозга через продолговатый мозг, вызвать рефлексы через большие узлы головного мозга, через таламическую и гипоталамическую области и, наконец, через кору больших полушарий.

Я очень рекомендовал бы вам просмотреть руководство по анатомии и гистологии мозга. Из него вы увидите, что и кора мозга представляет собой совсем не такой простой орган. Мы в общежитии часто говорим «кора» так, как будто она представляет собой очень простой орган, а между тем эта кора построена из большого числа слоев. Исследование под микроскопом поперечного сечения коры показало, что она имеет очень сложное строение, сложную архитектонику. Эта сложная архитектоника характерна не только для клеток коры (ее цитоархитектоники), но и для волокон. Все это имеет для нас очень большое значение.

Оказывается, что афферентные волокна, которые приходят по corona radiata, по белому веществу в кору головного мозга, вступают в связь с элементами отдельных слоев коры головного мозга. В этих слоях есть клетки большего или меньшего размера, большей или меньшей разветвленности, более или менее сложно устроенные. Этими клетками обеспечивается возможность рассеивания, разбрасывания возбуждения от одного афферентного волокна, пришедшего к коре, в одном слое, затем в более высоком слое, затем в еще более высоком слое и, наконец, у самой поверхности коры головного мозга, причем благодаря ветвлению этих аксонов и тому, что они связываются с находящимися здесь вставочными звездчатыми клетками, это разбрасывание охватывает огромную поверхность, может охватить почти всю кору в любом этаже, в любом слое.

Можно представить себе, что при различных обстоятельствах передача возбуждения будет охватывать бо́льшую или меньшую поверхность головного мозга, распространяться в различных его этажах, причем все эти этажи между собой связаны радиальными волокнами. Таким образом, может быть тангенциальное и радиальное распространение возбуждения, с охватом различных этажей. Создается, следовательно, коммутатор необычайной мощности, с которым, конечно, никакой человеческими руками созданный коммутатор пока еще сравниваться не может.

Сейчас мы бываем очень рады, если нам говорят, что вот удалось построить какой-нибудь прибор, в котором имеется несколько реле, и от одного источника, от одного генератора можно получить распространение сигналов на десятки передатчиков. Но если сопоставить этот прибор с миллионами и многими миллионами нервных элементов и их отростков, то, конечно, все сделанное нашими руками является еще совершенно ничтожным по сравнению с тем многообразием эффектов, которое может быть получено в нервной системе.

Дальше дело еще больше усложняется. Как осуществляется связь афферентных элементов со звездчатыми, вставочными нейронами и связь этих вставочных нейронов с эфферентными нейронами?

Она осуществляется посредством так называемых синапсов. Конечный отросток той или иной коллатерали подходит к другому нервному элементу и садится на него, и тут образуется такая маленькая бляшка, некоторое утолщение, в котором имеются тончайшие нейрофибриллы;

эта бляшка лежит на другом нервном элементе. Если вы рассмотрите элементы внутри центральной нервной системы, например корковые элементы, то оказывается, что на каждый дендрит одной нервной клетки садится до десятка, а иногда и больше отростков соседней нервной клетки. Одна звездчатая клетка может одним своим отростком насадить до десяти синапсов на дендрит соседнего нервного элемента.

Таким образом, каждый отдельный нервный элемент несет на себе несколько десятков синаптических аппаратов, по которым он получает импульсы и через которые передаются эти импульсы.

Синапсам принадлежит исключительно важная роль. Синапсы, связывающие друг с другом отдельные нервные элементы, являются как бы маленькими воротцами или окошечками, через которые импульсы могут с одной нервной клетки передаться на другую. Само собой понятно, что вовсе не обязательно, чтобы каждый из этих синапсов всегда находился на одинаковом уровне проходимости. Можно и даже нужно себе представить, что в этих синапсах могут создаваться временные условия улучшения или ухудшения проводимости, улучшения или ухудшения передачи. Можно представить себе такую картину, что, после того как синапс пропустил то или иное число импульсов, он может временно впасть в состояние непроходимости, может как бы закупориться на время. Благодаря тому, что импульсы постоянно текут с одной стороны, а не с противоположной, синапс может превратиться в клапан, который пропускает возбуждение в одну сторону и не пропускает в другую. Это похоже на то, как устроены наши ворота и окна: они открываются или наружу, или внутрь, и очень редко бывают окна с такими шарнирами, чтобы они открывались в обе стороны: захотели — открыли внутрь, захотели — открыли наружу. Есть синапсы, которые проходимы в обоих направлениях, и есть синапсы, которые проходимы только в одном.

В процессе эволюции подавляющее большинство синаптических приборов приобрело одностороннюю пропускную способность, и эти синапсы явились как раз такими клапанами, которые определили собой полярность проведения возбуждения в центральной нервной системе.

Мы обычно наблюдаем такую картину, что с афферентного волокна импульсы легко передаются на эфферентное волокно, но если вы будете раздражать проксимальный конец какого-нибудь двигательного нерва, то вы с него никаких эффектов в центральной нервной системе не получите. Импульсы с моторного нерва на остальные элементы нервной системы не передаются. Это объясняется уже выработавшейся односторонней проводимостью синаптических приборов.

В физиологии и гистологии нервной системы существует еще и другое объяснение, которое говорит о том, что каждый нейрон является односторонне проводимым, является поляризованным и что дендриты нервных элементов — это такие отростки, которые проводят возбуждение по направлению к клеточному телу, а аксоны несут его от клеточного тела на периферию. Таким образом, принимается определенная полярность проведения внутри каждого нейрона.

Гистология дает целый ряд оснований к тому, чтобы усматривать разницу между дендритом и аксоном. Дендриты несколько иначе структурно представлены, чем аксоны, и опытный гистолог всегда сразу же укажет на препарате, что есть аксон, а что есть дендрит. Основное различие между ними заключается в том, что на дендритах сидит очень большое количество синапсов. Когда-то это описывали просто как зубчатость, зазубренность поверхности дендритов, тогда как аксоны имеют очень гладкую поверхность. Оказывается, что эта зубчатость, эта шер-

шавость поверхности дендритов объясняется тем, что на них насажены «кнопочки», которые являются конечными разветвлениями других нервных клеток. Это есть синапсы, приносящие импульсы к дендритам.

Таким образом, анатомическая структура уже не нервного элемента, не нейрона, а эта сложная полинейронная, многонейронная структура ведет к тому, что синапсы налепляются на дендриты, а не на аксоны и, следовательно, возбуждение сначала должно попасть в тот или иной дендрит нервного элемента, как-то мимо клеточного тела или через клеточное тело и попасть в аксон, а по аксону оно уже идет дальше.

Значит, аксон только проводит импульсы от клетки, а дендрит воспринимает импульсы от соседних нервных элементов и подает их к нервной клетке. И снова мы имеем полярность проведения, обеспечивающуюся определенными синаптическими связями.

Это очень важное обстоятельство, потому что, когда мы переходим к физиологии самого нервного элемента, мы обнаруживаем, что физиологически каждый нервный элемент и каждое нервное волокно оказывается двухсторонне проводящим, в нем возбуждение внутринейронно может свободно распространяться в обоих направлениях. Это очень старая физиологическая задача. Десятки лет занимались вопросом о том, односторонне или двухсторонне проводит импульсы нервное волокно, придумывали разные формы опытов, но в конце концов этот вопрос был окончательно разрешен в прошлом столетии нашим московским гистологом А. И. Бабухиным, очень известным гистологом и гистофизиологом Московского университета. А. И. Бабухин на примере электрического сома показал, что аксоны могут, во-первых, ветвиться и, во-вторых, передавать возбуждение, распространять возбуждение в обоих направлениях совершенно свободно.

После опыта А. И. Бабухина и некоторых аналогичных опытов, проделанных на других объектах, сейчас уже твердо установилось представление, что внутри нейрона возбуждение свободно распространяется в обоих направлениях и каждое нервное волокно может свободно проводить возбуждение в обоих направлениях.

Но тут встал вопрос: является ли эта способность проводить возбуждение в обоих направлениях только определенной потенциальной возможностью, которая вскрывается в условиях физиологического эксперимента, или в определенных условиях она используется организмом?

В последние годы мы держимся той точки зрения, что это не только потенциальная способность, что двухсторонняя передача возбуждения внутри нейрона постоянно или очень часто используется организмом и объясняет собой целый ряд физиологических и патологических явлений.

Вот, в частности, если обратиться к заднекорешковым волокнам, которые, как я вам говорил, являются афферентными по закону Белла и Мажанди, проводят импульсы от рецепторов к центральной нервной системе, то они постоянно у нас в организме выполняют двоякие функции: с одной стороны, они от рецепторов несут импульсы к спинному мозгу и через спинной мозг в высшие отделы центральной нервной системы, обеспечивая возникновение рефлекторных актов, а с другой — они от центра к периферии несут определенные импульсы, в частности осуществляют так называемые сосудорасширяющие эффекты. Расширение кровеносных сосудов, которое играет такую большую роль в регуляции кровообращения, осуществляется деятельностью этих задних корешков.

Мы до сих пор не знаем специальных вазодилататорных нервов, которые можно было бы отдифференцировать от чувствительных заднекорешковых волокон. Вся вазодилатация, за очень редким исключением,

осуществляется через задние корешки, и приходится признать, что одни и те же волокна, с одной стороны, проводят к центральной нервной системе чувствительные центростремительные импульсы, вызывающие те или иные эффекты, а с другой — производят это сосудорасширяющее действие. Мало того, за последние годы нам удалось собрать очень большой материал, свидетельствующий о том, что эти влияния задних корешков на периферию не ограничиваются расширением сосудов, а что заднекорешковые волокна осуществляют еще целый ряд специальных трофических эффектов, в частности они регулируют и изменяют известным образом обмен веществ и течение химических процессов в иннервируемых тканях.

Нужно иметь в виду, что заднекорешковые волокна, которые на первый взгляд могут казаться совершенно однородными, единообразными, дают, однако, большое число вариаций и что, подобно тому как на поверхности тела разбросано большое количество разнообразных рецепторов, есть рецепторы, реагирующие на механические, химические, термические и другие раздражения, так соответственно этому, и афферентные волокна представляют известные вариации, известные различия.

Эти различия характеризуются прежде всего морфологически. В задних корешках имеются волокна толстые, с очень толстыми миелиновыми обкладками, и имеются волокна тонкие, с тонкими миелиновыми обкладками, причем «калибр» их довольно разнообразен (нередко имеются три-четыре различных «калибра»).

Кроме того, когда регистрируются импульсы, пробегающие по афферентным волокнам, то скорость распространения возбуждения по этим волокнам оказывается неодинаковой. Осциллографически можно констатировать, что в этом смешанном пучке в различных волокнах возникают импульсы, которые распространяются с неодинаковой скоростью, имеют неодинаковое течение. Таким образом, и по электрофизиологической характеристике можно выявить некоторые особенности.

Можно констатировать некоторые особенности и по скорости возникновения ощущений, которые получаются при раздражении тех или иных рецепторов, но тут, конечно, не всегда с уверенностью скажешь, чем это обусловлено. Во всяком случае удается более или менее расчленить моменты, связанные с характеристикой самого рецептора, который имеет определенный латентный период возбуждения, посылает определенное число импульсов, удается учесть определенную возбудимость самого нервного волокна и число синаптических станций, которые стоят на пути. За вычетом всех этих участков, которые могут вносить свои особенности в процесс передачи возбуждения, удается все-таки уловить определенные временные отличия, которые, безусловно, приходится связать с различной скоростью распространения возбуждения в разных нервных элементах.

Даже более или менее близкие друг к другу волокна афферентной системы, проходящие по одним и тем же задним корешкам, представляют собой некоторые вариации, характеризуются особенностями передачи нервного возбуждения, и прежде всего различной скоростью распространения нервного процесса.

Чтобы закончить эту первоначальную характеристику афферентных нервов, я должен сказать, что они отличаются еще тем, что имеют различную давность возникновения, филогенетически являются или более древними, или более молодыми. Этим объясняются и некоторые их функциональные особенности, и их отличия в той роли, какую они играют в общей деятельности центральной нервной системы.

ЛЕКЦИЯ II

В прошлый раз мы остановились на рассмотрении отдельных афферентных систем, по которым импульсы притекают к центральной нервной системе и обусловливают те или иные изменения в состоянии или деятельности различных органов. Мы познакомились с тем, какие раздражители приводят в действие те или иные афферентные системы. Сейчас нам надо остановиться на вопросе о роли этих систем, о порядке их вступления в деятельность и о их взаимоотношениях.

Организм наш поставлен в такие условия, что тот или иной раздражитель никогда не действует на какой-либо рецептор изолированно. Обычно под влиянием того или иного внешнего агента в процесс вовлекается целая группа рецепторов, определенным образом, по соседству расположенных, и в центральную нервную систему поступает комплекс раздражений. Но эти раздражения оказываются по отношению друг к другу не индифферентными, не безразличными, и поэтому в каждом отдельном случае создается какая-то своя особая картина.

Но этого мало. Даже когда вы рассматриваете действие какого-нибудь одного внешнего агента, необходимо считаться с тем, что одновременно в организме может происходить и обычно происходит целый ряд других явлений. Ваш раздражитель одновременно вовлекает в действие целую группу близких рецепторов, но в то же время могут происходить и обычно происходят раздражения совершенно других рецепторов, отдаленных, не имеющих никакого отношения к раздражаемому вами органу. И от всех одновременно раздражаемых рецепторов все импульсы притекают к центральной нервной системе и там встречаются. Следовательно, во взаимодействие вступают результаты совершенно различных раздражений, случайно совпавших во времени.

Но и это еще не все. Приходится считаться с тем, что все явления, возникающие от действия внешних раздражений, сталкиваются с влияниями, идущими из внутренних органов, влияниями, характеризующими состояние различных частей организма. При этом следует учесть то, что влияния, исходящие от внутренних органов, известным образом упорядочены во времени, они не разорваны, не изолированы во времени друг от друга, а определенные события в окружающей нас среде текут своим чередом, независимо от того, что происходит в организме, независимо от воли организма. Эти явления текут, действуют на организм, и, следовательно, все время происходит непрерывная смена явлений и непрерывная смена падающих на организм раздражений.

Таким образом, если мы в условиях эксперимента или в условиях клинического наблюдения наносим то или иное раздражение, то при этом мы должны учитывать, что раздражение это падает на ту или иную почву, подготовленную целым рядом предшествующих влияний. Нам приходится считаться с взаимодействием различных афферентных систем, с взаимодействием одновременным и последовательным — с симультанным и сукцессивным взаимодействием.

Для того чтобы понять картину развивающихся в нервной системе процессов и следующих за ними перестроек в организме и изменений его деятельности, нам нужно помнить два момента: с одной стороны, что имеется огромное количество отдельных рецепторов и отдельных афферентных волокон, от них идущих, а с другой — что все они в центральной системе оказываются между собой известным образом связанными и вступают во взаимодействие.

Если мы в нашей лабораторной практике или в клинической практике говорим о каких-нибудь изолированных, отдельных простых реакциях организма, то это, конечно, есть только определенная абстракция, определенное стремление какое-то явление из общей суммы выключить и подвергнуть более внимательному изучению, более тщательной оценке, но никак не утверждение, что такие изолированные типы реакций существуют.



Организм представляет собой единое целое, причем объединение, интеграция отдельных его частей осуществляется именно центральной нервной системой, которая благодаря своим структурным особенностям создает возможность неограниченных связей между отдельными рецепторными пунктами нашего тела и между всеми органами, всеми тканями. Можно сказать, что каждый рецептор, каждая воспринимающая точка поверхности нашего тела практически имеет возможность воздействовать на все органы и все ткани тела через эти внутрицентральные связи и, наоборот, каждый рабочий орган и даже каждая рабочая клетка может испытать на себе влияние с любого рецептора, какой только существует в организме. Никакого ограничения для распространения возбуждения, для распространения влияний нет, и если в организме складываются какие-то определенные согласованные действия, какие-то координированные акты, которые при рассмотрении мы можем расчленять, можем улавливать как отдельные доминирующие моменты, то это есть результат именно тех взаимодействий, которые разыгрываются в центральной нервной системе, и в первую очередь — между показаниями афферентных нервных волокон.

Если мы обратимся прежде всего к тем рецепторным аппаратам, которые расположены на поверхности наших кожных покровов, то найдем тут рецепторы различного характера, воспринимающие различные внешние раздражители. Здесь будут рецепторы, реагирующие на механические и термические раздражения, реагирующие в некоторых случаях, в некоторых областях тела и на химические агенты. Последнее особенно касается поверхности слизистых оболочек, переходных участков между кожей и слизистой оболочкой. В местах, где встречаются внутренние и наружные поверхности нашего тела, как раз и могут быть рецепторы, реагирующие на те или иные химические раздражения.

В вопросе о рецепторах приходится считаться с многим, но прежде всего — с топографией. Рецепторы различного качества, реагирующие на различные внешние агенты, а в нашем субъективном мире вызывающие качественно различные ощущения — ощущения прикосновения, ощущения давления, ощущения жары или холода, ощущения жжения, — все они оказываются между собой определенным образом перемешанными на поверхности тела, причем наблюдается известная пятнистость в распределении их. Есть участки с преобладанием тех или других рецепторов, но в общей сложности они раскиданы по всей поверхности.

Однако следует помнить, что вступление афферентных волокон от этих рецепторов в центральную нервную систему носит метамерный характер: от каждого участка тела афферентные волокна направляются в корешки определенных спинальных нервов и вступают в соответствующие сегменты спинного мозга, причем мы наблюдаем обычно такие отношения, что каждый спинальный нерв или задний корешок каждого спинального нерва несет в себе афферентные волокна не только от того метамера тела, который соответствует этому сегменту спинного мозга, но и волокна от двух соседних метамеров.

Значит, каждый метамер тела несет свои афферентные волокна к трем соседним сегментам спинного мозга, а каждый сегмент спинного мозга получает эти волокна от трех метамеров тела: от одного, соответствующего ему по нумерации, и от двух соседних — лежащего впереди и лежащего сзади. Следовательно, каждый метамер тела посылает импульсы в три сегмента спинного мозга, а каждый сегмент спинного мозга получает импульсы от трех метамеров. Иначе говоря, происходит известное переслаивание афферентных нервов на периферии, переслаивание сегментации.

Это обстоятельство является в высшей степени важным, потому что в случае изолированного повреждения одного заднего корешка вы не получаете полного выпадения чувствительности. Можно было бы произвести перерезку через один корешок — перерезать все четные или все нечетные корешки, и чувствительность по всей поверхности кожи должна сохраняться и сохраняется. Только если у вас несколько соседних корешков окажутся одновременно вовлеченными в поражение, тогда может наступить полное выпадение чувствительности, а так вы имеете только ослабление, понижение чувствительности, выражающееся в той или иной форме, но полного выпадения вы не получите.

Вступив в спинной мозг, афферентные волокна находят более или менее широкое распределение внутри него, захватывая вышележащие и отчасти нижележащие сегменты. Таким образом передаются влияния от каждого метамера тела. Каждый метамер кожной поверхности оказывает влияние на большое число сегментов спинного мозга с переходом влияния на противоположную сторону. Осуществляется это отчасти благодаря ветвлению самого афферентного волокна, входящего в спинной мозг, и разбрасыванию его коллатералей, отчасти в силу того, что эти коллатерали встречают здесь вставочные нейроны, которые передают возбуждение в вышележащие сегменты и на противоположную сторону спинного мозга.

Между различными афферентными системами существует в этом отношении некоторая разница, касающаяся прежде всего метамерного переслаивания на периферии. Не все виды чувствительности имеют такое широкое переслаивание, как например тактильная — чувствительность к прикосновению, к давлению. Что же касается тех рецепторов, которые, подвергаясь механическому раздражению, реагируют только на очень интенсивные воздействия, на очень сильные деформации кожного покрова и вызывают у нас субъективные ощущения боли, то эти волокна дают очень малое переслаивание на периферии. Поэтому практически можно считать, что болевая чувствительность является строго сегментарной, переслаивание захватывает только непосредственно соприкасающиеся зоны соседних метамеров.

Внутри спинного мозга ход волокон для афферентных систем оказывается различным. Волокна тактильной чувствительности довольно высоко проникают в спинной мозг и по его задним столбам поднимаются вверх, вплоть до продолговатого мозга, встречая следующие вставочные нейроны уже на уровне продолговатого мозга или даже в вышележащих частях центральной нервной системы. Волокна болевой чувствительности имеют очень короткое распространение внутри спинного мозга. Уже в соответствующих им или в соседних сегментах они встречаются со вставочными нейронами, расположенными в задних рогах серого вещества спинного мозга, и здесь прерываются, а дальнейший путь болевой чувствительности осуществляется уже вставочными нейронами, которые дают перекрест на уровне спинного же мозга уже на соответ-

ственных сегментах и проводят болевую чувствительность по противоположной стороне.

Благодаря различному ходу афферентных волокон в случае того или иного поражения в центральной нервной системе может наступить явление, которое обозначается словами «диссоциация чувствительности», т. е. расщепление чувствительности. Я не имею никаких оснований и возможностей вдаваться в подробности, потому что это выходит за рамки нашего курса. Мне важно было здесь об этом сказать только для того, чтобы вы знали, что волокна различных афферентных систем имеют не только различный ход внутри спинного мозга, но и различные соотношения с теми или иными нейрональными образованиями центральной нервной системы и могут в известных случаях оказываться друг с другом разъединенными. Важно было, чтобы вы сейчас вспомнили это понятие — диссоциация чувствительности, расщепление чувствительности, потому что оно имеет очень большое, принципиальное значение. Такая диссоциация, такое расщепление чувствительности может иметь под собой различную почву. Так, причина этого явления может быть чисто анатомическая — один путь окажется поврежденным, другой — неповрежденным, в результате чего произойдет выпадение одной чувствительности при сохранении другой. Но такого же рода диссоциация чувствительности может быть вызвана иногда совершенно иными причинами. Она может иметь место и при одновременном поражении всех путей. В частности, именно в тех видах чувствительности, о которых я вам сейчас говорю (тактильной и болевой), может наступить временная диссоциация чувствительности даже при простой перерезке афферентного нерва, при простой перерезке какой-нибудь кожной ветви того или иного нервного ствола.

В этом смысле чрезвычайно интересны наблюдения, которые были сделаны английским невропатологом Хэдом.

Исходя из известных наблюдений в клинике, он произвел эксперимент на самом себе и заставил хирурга перерезать у него на руке одну кожную ветвь периферического нерва — ramus superficialis n. radialis. Нерв был перерезан и сшит для того, чтобы обеспечить возможность регенерации. В дальнейшем велись систематические наблюдения над тем, как изменялась чувствительность и как она восстанавливалась.

В первый период после перерезки чувствительность всей этой области оказалась полностью выключенной, и потребовалось много месяцев для того, чтобы началось ее восстановление. При этом обнаружилось, что восстановление чувствительности к различным внешним раздражениям распалось на два довольно резко различающихся периода. С третьего месяца началось и примерно к седьмому-восьмому месяцу уже полностью закончилось восстановление чувствительности для одних видов раздражений, тогда как для других — потребовались годы; даже по истечении пяти лет существовали небольшие островки, на которых второй вид чувствительности не вполне еще восстановился. В этом случае диссоциация чувствительности была вызвана неодинаковой скоростью регенерации и функциональной реституции нервных волокон; она носила временный характер и определялась только тем, что для этого восстановительного процесса требуются различные сроки.

Диссоциация чувствительности, с которой мы встретились в опытах Хэда, объяснялась не тем, что афферентные системы различаются по качеству внешних раздражений, и не тем, что они вызывают качественно различные ощущения. Речь шла даже об одних и тех же модальностях ощущений, но тут выступила зависимость от степени воздействия, от

количественного выражения того раздражителя, который действует. В каждом виде чувствительности (как к механическим, так и к термическим раздражениям) можно было различить наличие очень примитивной, грубой чувствительности и чувствительности более утонченной.

В первые месяцы, когда чувствительность для некоторых видов раздражения уже хорошо восстановилась почти по всей поверхности, этот участок кожи реагировал и на механические раздражения, и на раздражения термические. Но из механических раздражений он реагировал только на уколы, т. е. на такие раздражения, которые и в норме вызывают у человека ощущение боли. Что же касается прикосновений более нежными предметами — каким-нибудь волоском или кисточкой, или ватным тампоном, то на этом участке кожи они ощущений не вызывали, и потребовалось много месяцев и даже лет для того, чтобы восстановить чувствительность к этим слабым механическим раздражениям.

Кроме того, выяснилось, что этот участок кожи реагирует и на термические раздражения, но в то время как в норме кожа реагирует на температуру, которая на 2—4° выше или ниже температуры ее поверхности, для этого участка требовался прирост температуры, положительный или отрицательный, на 10—15°. Если говорить об абсолютных величинах наносимых раздражений, то нормальный участок кожи реагировал на тепло уже при 24—25°, а для этого участка требовалось прикосновение предметом, нагретым до 40—45°. Точно так же и для пониженной температуры: если прикосновение предмета, нагретого до температуры 16—18°, уже воспринималось как холодовое раздражение, то тут нужно было применять температуру около 0 или 2° тепла, чтобы получилось ощущение холода.

Следовательно, тут чувствительность распалась уже не по модальности вызываемых ощущений, не по качеству наносимого раздражения, а по интенсивности его действия. Только грубые механические раздражения, как уколы или сильные щипки, и грубые термические раздражения, выражающиеся в повышении или понижении температуры на 10—15° от исходной, вызывали ощущение.

При этом выявились следующие своеобразные особенности. Оказалось, что характер возникающих ощущений несколько отличается от нормального. Если всякий здоровый человек спокойно переносит укол иголкой или булавкой и при этом точно указывает место, куда нанесен этот укол, то при уколе участка кожи с перерезанным чувствительным нервом на ранних этапах регенерации нерва получается иное. Невропатолог Хэд, сам на себе ведший эксперименты, писал, что от булавочного укола, нанесенного ему незаметно, при завязанных глазах, он не мог удержаться от того, чтобы не вскрикнуть, не смог сдержать движений, вызванных этим уколом. Он весь вздрагивал, и у него было ощущение нестерпимо сильной боли. Притом он никогда не мог сказать, где его колют, откуда эта боль исходит, тогда как укол, нанесенный на другие участки тела, вызывал ощущение, которое он мог расценивать как укол, нанесенный на определенный локализованный пункт.

Следовательно, получается своеобразный вид чувствительности, который характеризуется, во-первых, очень высоким порогом раздражений, во-вторых, отсутствием локализации и, в-третьих, генерализованной двигательной реакцией.

Чрезвычайно интересно здесь, далее, то, что оказалось возможным видоизменить характер возникающих ощущений при раздражении этого участка, если одновременно наносить слабенькое раздражение на погра-

ничные, соседние, нормальные участки кожи. Так, если вы одновременно с уколом в область реституирующей чувствительности где-нибудь прикоснетесь волоском или ватным тампоном к нормальному участку кожи, то боль резко умеряется, становится переносимой, она не сопровождается генерализованной реакцией, и больной может локализировать эту боль, может сказать, где его укололи. Но при этом он говорит неверно, он указывает не тот участок кожи, на который вы нанесли укол, а тот, где производилось прикосновение кисточкой или ватным тампоном.

Из этого Хэд вывел заключение, что, очевидно, в нормальных условиях точная локализация боли является уже свойством не самих афферентных волокон болевой чувствительности и соответствующих им центральных образований, а результатом взаимодействия двух видов чувствительности, так как очень трудно и практически невозможно нанести булавочный или иголочный укол на кожу так, чтобы не вовлечь при этом очень чувствительные соседние рецепторы тонкой тактильной чувствительности. И, следовательно, мы всегда, даже при такой простой манипуляции, как «прогулка» иголкой по поверхности кожи, и нанесении уколов в различных местах, можем вовлечь в реакцию определенные группы рецепторов, из которых одни дают ощущение боли, а другие дают ощущение прикосновения, тактильное ощущение. Наступает известное их взаимодействие, результатом которого являются умерение боли, ограничение степени возникающей боли и вместе с тем точная локализация этой боли.

Это есть один из частных примеров взаимодействия. Именно это Хэд и предположил. Насколько это предположение правильно, трудно сказать, но оно имеет довольно веские основания.

Хэд предложил разделить все виды кожной чувствительности на две категории: на категорию протопатической, первичной чувствительности, и категорию эпикритической чувствительности, более поздно наслаивающейся. Хэд допустил, что в истории развития организмов, в филогенезе, эти две категории чувствительности имеют различную давность возникновения. Волокна протопатической чувствительности — волокна, более древние, раньше других возникшие у наших отдаленных предков и обеспечившие им грубое взаимодействие с внешней средой, т. е. ответ на очень сильные механические и тактильные раздражения и при этом ответ грубый, недифференцированный, с очень генерализованной реакцией, всегда одной и той же — так, как это характерно для организмов с диффузной нервной системой.

А затем, по предположению Хэда, в более поздний период развития возник новый вид чувствительности, дополнительный, уже как известная надстройка, характеризующийся, с одной стороны, более низкими порогами раздражений, т. е. более высокой чувствительностью, и, с другой стороны, определенной утонченностью, дающей возможность очень точной локализации импульсов.

Значит, болевая чувствительность относится к протопатической категории; термическая чувствительность представлена и протопатической, и эпикритической; тонкая тактильная чувствительность вся целиком относится к категории эпикритической чувствительности.

Эта точка зрения Хэда разделяется далеко не всеми физиологами и, еще в большей степени, не всеми невропатологами и клиницистами. В какой мере она действительно оправдывается в клинике — судить не мне, но известные основания все-таки эта теория имеет и она дает нам очень много для понимания некоторых, очень сложных взаимоотношений, возникающих в центральной нервной системе. И с моей точки зре-

ния, для физиологической трактовки различного рода явлений она оказывается чрезвычайно полезной.

В эксперименте на животных мы проделывали следующее. Как я уже указывал, волокна тактильной чувствительности (т. е. эпикритические волокна по Хэду) поднимаются по задним столбам белого вещества спинного мозга вверх к продолговатому мозгу с тем, чтобы дальше послать импульсы к коре головного мозга, тогда как волокна болевой чувствительности (протопатические по классификации Хэда) уже внутри спинного мозга, в своем сегменте вступают в серое вещество и подходят к мелким клеткам, расположенным в задних рогах серого вещества спинного мозга, с тем, чтобы оттуда уже отросток этого вторичного нейрона перешел на противоположную сторону спинного мозга и по боковым столбам поднимался вверх.

Следовательно, с чисто экспериментальной целью можно перерезать задние столбы и этим выключить тактильную чувствительность вместе с чувствительностью проприоцептивной, сигнализирующей о тех или иных изменениях в двигательных аппаратах, но при этом сохранить болевую чувствительность, волокна которой проходят по боковым столбам. Такого рода эксперименты мы и проводили у нас в лаборатории.

Вместе с доктором М. А. Панкратовым перерезали задние столбы сразу же под продолговатым мозгом, на уровне первого позвонка (эксперименты ставились на кошках). Результатом этого было следующее. Кошка с перерезанными задними столбами по своему обычному поведению ничем от нормальной кошки не отличалась, если не считать определенных расстройств двигательных актов в силу выпадения проприоцептивной чувствительности (выпадения импульсов со стороны сокращающихся мышц, перемещающихся суставных поверхностей, растягивающихся суставных связок). У нормального животного происходит полное согласование всего двигательного акта, получаются те координированные движения, которые мы обычно наблюдаем, а у кошки с перерезанными задними столбами, конечно, движения оказываются несколько нарушенными, они носят атактический характер. Но это нас мало интересовало. Нам было интересно то, что, когда мы испытывали у оперированной таким образом кошки кожную чувствительность, она не реагировала на такие раздражения, как поглаживание и движение руки против шерсти. Но если мы наносили ей щипок на кожу, то это вызывало страшно бурную реакцию. Животное начинало визжать, метаться и бешено мчалось вперед.

Если вы нанесете раздражение на кончик хвоста нормальной кошке, ущипнете кончик хвоста пальцами или наложите на него зажим Мора, то она тотчас же поворачивается к хвосту и мигом стаскивает этот зажим или хватает вас за руку, кусается. Кошка с перерезанными задними столбами не делает ни малейшего поворота головы к хвосту, к тому месту, куда вы нанесли раздражение. Она рвется вперед, визжит и кусает то, что находится перед ней, дает чрезвычайно бурную агрессивную реакцию. Если перед глазами такой кошки окажется другое животное, с которым она только что мирно сидела, она набрасывается на него, начинает его кусать; если вы дадите ей кусок пищи, она будет с жадностью его есть. Она может быстро съесть килограмм мяса и будет грызть его до тех пор, пока вы держите зажим. Как только вы зажим сняли — прекращается еда.

Этот эксперимент можно повторять десятками и сотнями раз, и мы его неоднократно демонстрировали в лаборатории. Мы не знаем, что чувствует кошка — чувствует она боль или получает приятное ощуще-

ние от этого зажима, но факт тот, что она обнаруживает чрезвычайно повышенную реакцию на тот стимул, который должен сопровождаться болью. Эта повышенная реакция носит генерализованный характер, она охватывает всю мускулатуру животного.

В то время как нормальная кошка точно определяет место, куда вы наложили зажим, и мигом его снимает, кошка с перерезанными задними столбами совершенно не адресуется к тому участку тела, куда вы нанесли раздражение, а проявляет общую агрессивную реакцию, всегда направленную на тот объект, который находится перед ее глазами.

Все это факты, которые гармонируют с представлениями Хэда и свидетельствуют о том, что в нормальных условиях при нанесении того или иного раздражения на поверхность тела мы всегда имеем дело с вовлечением в ответную реакцию различных рецепторов, различных афферентных систем и с определенным взаимодействием этих афферентных систем в центральной нервной системе, которое определенным образом сказывается и на субъективных ощущениях и на сопровождающих его двигательных реакциях.

Разрешите сделать еще несколько дополнений к тем фактам, которые наблюдал в своих исследованиях Хэд и к тем выводам, к которым он пришел.

Я уже говорил вам, что прежде всего Хэд разделил чувствительность на протопатическую и эпикритическую и сделал допущение, что они представляют собой определенные системы афферентных волокон, возникшие в различные эпохи филогенетического развития.

Для того чтобы признать эти системы за совершенно раздельные, чрезвычайно важно иметь их в изолированном виде. Что же дают нам опыты Хэда в этом смысле?

На той значительной площади, которая была лишена чувствительности в результате перерезки ramus superficialis n. radialis, через несколько месяцев, начиная с третьего и до восьмого, восстановилась та категория чувствительности, которую Хэд назвал протопатической и которая характеризуется очень высокими порогами раздражений, очень резкими, бурными, трудно переносимыми болевыми ощущениями и отсутствием локализации. Потом должна была наслоиться в процессе функциональной реституции (на что потребовалось около пяти лет) другая категория чувствительности, с очень низкими порогами раздражений, с очень утонченными реакциями, точно локализуемыми и вступающими во взаимодействие с первыми.

Но чрезвычайно важным было и то, что в областях, граничащих с денервированной, уже с самого начала опыта Хэду удалось уловить очень ограниченные участки, где, очевидно, в силу своеобразного переслаивания нервных волоконцев на периферии эпикритическая чувствительность осталась нетронутой. С этих участков получались только тактильные ощущения и совсем не получались болевые. Это он наблюдал в самом начале, когда нерв был только что перерезан.

Таким образом, ему удалось поймать не только протопатическую чувствительность без эпикритической, но в определенных, небольших участках эпикритическую чувствительность без протопатической.

Вот что особенно ценно в работе Хэда. Поэтому я считаю себя обязанным пропагандировать его учение, хотя знаю, что оно встречает отрицательное отношение к себе со стороны некоторых физиологов и клиницистов.

Здесь важны два принципа. Во-первых, принцип эволюционный — попытка определенные виды афферентных систем и соответствующие им

виды чувствительности расположить в известном историческом порядке, как постепенно возникающие, наслаивающиеся друг на друга и вступающие во взаимодействие системы. Этот момент очень важен.

В прошлый раз я уже подчеркивал, что примитивная нервная система характеризуется отсутствием каких-либо препон для распространения возбуждения. Такая система уже анатомически носит диффузный характер и столь же диффузно проявляет свою деятельность, функционирует. Если вы возьмете какого-нибудь представителя кишечнополостных, например медузу, то к какому бы участку поверхности ее тела вы ни прикоснулись вашим раздражителем, вы получите всегда одну и ту же суммарную реакцию — общее сокращение всего тела. Мы же, люди, даем чрезвычайно дифференцированную ответную реакцию и очень точно локализуем те места, куда наносятся те или иные раздражения.

Оказывается, что картина такой ответной реакции требует огромного исторического развития. Она требует возникновения сначала одного вида чувствительности, которая сопровождается определенным диффузным распространением, очень широким охватом нервной системы, сопровождается общей бурной реакцией и требует довольно сильных воздействий: надо сильно раздражить уколом, щипком, очень высокой или очень низкой температурой, чтобы «раскачать» эту систему. А потом над ней наслаивается чувствительность более поздняя, более утонченная, реагирующая на раздражители минимальной силы и сопровождающаяся утонченными реакциями.

Конечно, существуя рядом, они не могут не взаимодействовать, и в этом заключается второй важный момент (второй принцип) — это те внутренние взаимодействия, которые разыгрываются в центральной нервной системе между приходящими с периферии импульсами. Взаимодействия эти ведут в конце концов к какой-то результирующей, которая никогда не может рассматриваться ни как простая, арифметическая сумма влияний, ни как алгебраическая сумма (как этого хотят некоторые авторы), а должна рассматриваться как результат очень сложных взаимодействий, определяющих известный ход возбуждения внутри центральной нервной системы.

В прошлый раз я подчеркнул, что анатомически обеспечены возможность совершенно неограниченного распространения возбуждения с любой раздражаемой точки по всей центральной нервной системе и вызов генерализованных ответов. И мы очень часто это наблюдаем. Возьмите картину отравления стрихнином или ядом тетануса, когда вы на известной стадии отравления любым раздражением можете вызвать общую судорогу всей мускулатуры тела без всякой координации, бурную реакцию с охватом всей решительно мускулатуры. И это у организма, который до отравления давал совершенно уточненную реакцию.

Следовательно, анатомически возможность широкого, неограниченного распространения всегда дана, а в действительности получаются чрезвычайно уточненные отношения. Это происходит потому, что афферентные импульсы, притекающие по различным афферентным волокнам из различных частей тела, вступают внутри центральной нервной системы в известные взаимоотношения и создают здесь определенную картину распределения очагов возбуждения и очагов торможения. Результатом же этого является распространение возбуждения только по определенным путям с конечной, результирующей субъективной картиной и внешним эффектом.

Если мы отвлечемся от того участка кожной поверхности, с которого начал свои наблюдения Хэд, и рассмотрим несколько других примеров,

то увидим, что принцип, высказанный им, находит себе очень широкое распространение. Он чрезвычайно важен для понимания как нормальной физиологии человеческого организма, так и некоторых клинических проявлений.

Возьмем, например, такую часть нашего тела, как голова. Если мы обратимся к эмбриологии, то первое место, где развиваются периферические нервные волокна, где можно уловить уже определившиеся нервные волокна, — это область носового пятачка у животных, область мордочки у эмбрионов. Nervus trigeminus — один из первых нервов, который миелинизируется, который созревает в эмбриональной жизни, и это свидетельствует о том, что, вероятно, эта система афферентных волокон в филогенезе играла какую-то особо важную роль. И недаром головной конец тела у большинства животных всегда отличается от остальных частей тела и во многих отношениях действительно играет ведущую роль.

Если мы обратимся к изучению рефлекторных актов, которые возникают в эмбриональной жизни, то обнаружим, что первые рефлекторные движения в ответ на механические раздражения возникают у эмбриона в передней части головы. Околоносовое отверстие, область губы — вот источник самых первых рефлекторных актов, которые могут быть уловлены.

Для того чтобы эти только что, впервые зародившиеся нервные чувствительные пути привести в действие и вызвать соответствующую рефлекторную реакцию, требуется применение тех щетинок или тех грубых волосков, которые у взрослого дают уже болевые ощущения. Но проходит несколько недель эмбрионального развития, и с этой же области тела вы можете вызывать рефлекторные акты, применяя уже раздражители более слабые. Если пользоваться системой волосков Фрея, то теперь у эмбриона можно получить рефлекторную реакцию уже от тех номеров волосков, которые у взрослого вызывают тактильные ощущения.

Следовательно, опять повторяется уже знакомая нам картина. С одной стороны, определенная область тела раньше вступает в действие и здесь возникает сначала относительно грубый вид чувствительности, который требует сильного механического раздражения, с другой стороны, сначала получается ответная реакция совершенно некоординированная, получаются какие-то однородные движения. Какой бы пункт головы вы ни раздражали, в ответ возникают одинаковые вздрагивания какой-то области мускулатуры. Затем наступает период, когда чувствительность постепенно расползается по поверхности тела, захватывает все больше и больше участков, двигаясь спереди назад и постепенно доходя до хвостовой части. Рефлексогенная зона становится все шире и шире. И, наконец, вы увидите, как при воздействии на тот или иной участок возникают сокращения соответствующих близлежащих метамеров тела — получаются отдельные, локализованные, ограниченные рефлекторные акты.

С течением времени вся поверхность тела обрастает рецепторными путями, и с любой точки тела можно вызвать рефлекс, но эти рефлексы приобретают генерализованный характер. Какой бы участок тела вы ни раздражали, ответом будут генерализованные, общие движения, сокращения всей мускулатуры тела.

Затем наступает стадия, когда эти генерализованные вздрагивания сменяются сложной тонической реакцией. В ответ на каждое раздражение, опять-таки независимо от того, куда вы его нанесли, животное дает общую тоническую судорогу с эпистотонусом, с сильной экстензией конечностей и застыванием на некоторое время в этой экстензированной позе. Однако постепенно эти движения сглаживаются.

А потом на смену предыдущей стадии приходит новая, когда уже сравнительно легкими раздражениями можно вызвать эффекты, и эти эффекты носят локализованный характер. Вся огромная поверхность тела распадается на несколько рефлексогенных зон, которые дают характерные специализированные рефлексы: чесательный, рефлекс поворота головы, сокращения передних конечностей, сокращения задних конечностей.

Если проследить за развитием рефлекторных реакций в последние дни эмбриональной и первые дни постнатальной жизни, то можно будет увидеть, как постепенно складываются определенные координационные отношения между антагонистическими мышцами. Вначале всегда наблюдается общность реакции, и обе конечности — правая и левая — одинаково вступают в действие. Затем флексия левой конечности начинает сопровождаться экстензией правой, а экстензия левой конечности — флексией правой. И можно уловить целый ряд этапов в развитии эмбриона, которые являются последовательным наслоением друг на друга различных эпох формирования нервной системы, причем вы постепенно видите переход от сравнительно грубой генерализованной реакции к более утонченным реакциям со строго ограниченным участием тех или иных отделов мускулатуры и с определенными отношениями между результирующими двигательными актами.

Теперь обратимся к области тела с уже более утонченной чувствительностью — к слизистой поверхности носа. Тут мы опять-таки столкнемся со своеобразной картиной. Nervus trigeminus — один из первых нервов, который возникает в развивающемся организме и который играет очень большую роль, иннервирует всю слизистую оболочку носа, и постепенно, по мере развития эмбриона, происходит расширение функций этого нерва: на него наслаивается вторая чувствительность. Волокна n. trigeminus на слизистой оболочке носа могут реагировать не только на механические раздражения, но они раздражаются и целым рядом химических агентов — парами аммиака, парами эфира, горчичного масла и т. д. Все эти раздражители сопровождаются ощущениями жжения, горения, сопровождаются бурной реакцией — мотанием головы, слезотечением, истечением носового секрета и т. д.

Но наряду с этим на определенные участки слизистой оболочки носа нарастают нервные волокна совсем иного происхождения, относящиеся к обонятельному нерву. Они раздражаются совершенно другими химическими агентами, очень тонкими раздражителями, всякими пахучими веществами, к которым относятся эфирные масла, сложные эфиры и целая огромная шкала раздражителей. От этого мы получаем обонятельные ощущения совершенно иного порядка, иногда очень приятные, иногда очень неприятные, но не сопровождающиеся ни слезотечением, ни слюнотечением, ни истечением носовой слизи. И мало того, многие из этих запаховых веществ, вступая в конфликт с раздражителями, которые вызывают раздражение тригеминального нерва, дают и изменение конечного эффекта. Тут речь идет не о том, что происходит взаимодействие между этими парами или газообразными частицами, а происходит взаимодействие между импульсами, между эффектами в центральной нервной системе, которые возникают в результате принесенных туда импульсов от этих раздражений.

Сильное слезотечение, вызванное запахом лука или запахом горчицы, вернее — не запахом, а действием горчичного масла, эфирного масла, хрена и других раздражающих агентов, можно подавить, поднеся в это время к носу какое-нибудь ароматическое, нежно пахнущее вещество. Даже запах хлеба может совсем снять эту жгучую реакцию.

Тут мы получаем точно такую же картину, как при взаимодействии тактильной и болевой чувствительности. Наслоившаяся утонченная чувствительность не только вносит огромное разнообразие в эффект, но и вступает в конфликт с более грубой чувствительностью, тригеминальной, и ее известным образом умаляет.

Такие же взаимоотношения, какие были подчеркнуты Хэдом, существуют между экстероцептивными и интероцептивными показаниями. В нормальных условиях нормальный человек собственно не получает никаких ощущений от своего желудка, поджелудочной железы, почек и живет благополучно, считаясь только с тем, что происходит в окружающей его среде, а внутренние органы дают ему только какие-то общие показания хорошего или плохого самочувствия. Но могут быть обстоятельства, которые изменят положение. Эти обстоятельства заключают в себе два различных момента: либо патологию центральной нервной системы, либо патологическое, болезненное состояние внутренних органов.

В силу тех или иных болезненных явлений в самой центральной нервной системе, главным образом в коре головного мозга, ослабляется или затормаживается наше отношение к экстероцептивным влияниям и больной как бы выключается из внешнего мира. Внешний мир на него слабо действует, он теряет контакт с этим внешним миром и сплошь и рядом не реагирует ни на какие раздражения — ни на обращение к нему, ни на прикосновение к нему, а в то же время, оказывается, у него доминируют освободившиеся от влияния экстероцепции интероцептивные системы. Больной как бы весь находится во власти ощущений, идущих из внутренних органов, и они-то как раз и могут создавать у него тяжелые состояния — либо так называемое ипохондрическое состояние, либо явления бреда. Он бредит, ему кажется, что у него в желудке сидят какие-то змеи, или ей кажется, что у нее в матке или в прямой кишке происходит что-то ненормальное. То есть те обычные раздражения, которые у всякого человека протекают нормально и посылают известные импульсы в центральную нервную систему, но импульсы, подавляемые и не ведущие к каким-нибудь особым субъективным переживаниям и к каким-нибудь особым реакциям, здесь принимают доминирующий характер.

Постоянное равновесие, существующее между показаниями экстерорецепторов и интерорецепторов, нарушено в пользу интероцепции, и это сопровождается тяжелыми патологическими состояниями.

Я привел пример, когда в силу расстройств в центральной нервной системе ослаблено влияние экстероцепции и стало доминирующим влияние интероцепции. Но может быть и иное. Центральная нервная система вполне нормальна, но патологический процесс во внутренних органах ведет к тому, что болевая чувствительность, присущая всем решительно органам, в том числе и внутренним, и обычно нами не замечаемая, начинает играть настолько большую роль, что подавляет все остальное. Человеку до такой степени больно, что мир ему уже не интересен. Он как бы слеп и глух, он ничего больше не чувствует, потому что он весь поглощен этой своей болью, исходящей из внутреннего органа.

Следовательно, в нормальных условиях существования все время идет борьба между импульсами, поступающими из различных органов, и экстероцепция обычно в норме подавляет интероцептивные показания. При патологических процессах некоторые из интерорецепторов, в частности болевые, могут приобрести исключительно большое значение и подавить своими влияниями все остальное.

Для того чтобы это было вполне понятно, нужно помнить, что в физиологии афферентных систем: в физиологии рецепторов, афферентных волокон и тех центральных образований, к которым афферентные импульсы притекают, — постоянно идет борьба между двумя противоположными физиологическими тенденциями. Одна тенденция — это тенденция к адаптации, т. е. к привыканию к данному раздражителю, к ослаблению эффектов от раздражителя, длительно действующего или часто повторяющегося. И вторая тенденция — это сенсибилизация чувствительности.

Явление адаптации может очень отчетливо пронаблюдать на себе каждый из вас. Если вы уколете булавкой какой-то пункт кожи и будете держать эту булавку, то сначала вы почувствуете боль (укол), а затем всякая боль пройдет, и сколько бы вы ни держали эту булавку, дальше вы уже боли не ощущаете. Происходит адаптация данного пункта к этому сильно деформирующему раздражителю.

То же происходит и во всех других рецепторах. Подействуйте запаховым раздражителем. В первую минуту вы ощущаете очень отчетливо запах, но пройдет минута и вы перестаете чувствовать этот запах — наступила адаптация.

В чем она выражается объективно, физиологически?

Теперь, когда явилась возможность осциллографически регистрировать импульсы, которые возникают в рецепторах, обнаружено, что каждый рецептор под влиянием того или иного раздражения начинает генерировать импульсы, которые появляются в виде волн, пробегающих по нервному волокну с очень большой частотой, причем каждый рецептор обладает своим определенным ритмом этих импульсов и дает определенное число импульсов в ответ на раздражение. Оказывается, что болевые рецепторы и связанные с ними волокна принадлежат к числу тех, которые дают довольно длительную серию этих импульсов. Но могут быть патологические состояния, и, в частности это описано для случаев выключения симпатической системы, когда резко меняется адаптирующая способность рецепторов. Если вырезать верхний шейный узел, то на соответствующей половине кожи лица адаптирующая способность рецепторов оказывается пониженной. Вы прикоснетесь булавкой к определенному участку, и все время, пока вы держите булавку, продолжается боль. Вы отняли булавку — боль прекратилась. Вы прикоснулись к другому участку — и снова все время, пока вы держите булавку, чувствуется боль. То есть боль не затухает и поток импульсов не прекращается до тех пор, пока вы не прекратите раздражения, тогда как в нормальном рецепторе, снабженном симпатической иннервацией, быстро наступает адаптация и импульсы затухают.

От одного и того же рецептора при одном и том же способе раздражения можно получить 20—30 отдельных импульсов или только 5 или 6. Это довольно отчетливо показано в отношении рецепторов, реагирующих на грубые механические раздражения, и в отношении проприорецепторов. Сотрудница Физиологического института А. М. Марусева показала, что с проприорецепторов при механическом растяжении мышцы получаются более или менее длительные серии импульсов. Эти серии импульсов могут в известных пределах колебаться, причем для каждой категории рецепторов они колеблются в известных пределах, а скорость адаптации регулируется симпатической системой.

Раздражая симпатический нерв, можно вызвать быструю адаптацию и, наоборот, там, где адаптация очень быстро наступала, можно вызвать замедление ее. Следовательно, процесс адаптации к раздражителю

прежде всего проявляется в том, что рецептор начинает генерировать меньшее число импульсов и меньшее число толчков посылает в центральную нервную систему.

Вместе с тем, по данным проф. А. В. Лебединского из нашей лаборатории, следует, что и в центральной нервной системе разыгрываются известные явления адаптации уже за счет другого момента — за счет взаимодействия афферентных систем.

Наряду с тенденцией к ослаблению эффекта при длительном действии одного и того же раздражителя и при частом его повторении можно наблюдать и другую картину, которую очень тщательно изучил д-р А. И. Бронштейн — сенсибилизацию чувствительности. При повторении раздражителя первоначально полученный эффект становится сильнее, и в конце концов этим можно довести рецептор до такого состояния, что он длительно, в течение нескольких часов или даже суток, сохраняет повышенную возбудимость. Раздражение его даст вам гораздо более сильный эффект, или вы получите от него эффект при гораздо меньших величинах раздражения, чем в норме.

Следовательно, имеются две противоположные тенденции — адаптация, т. е. привыкание к раздражению и уменьшение его эффекта, и сенсибилизация, т. е. повышение чувствительности, повышение эффекта.

В отношении болевой чувствительности это известно давно, и клиницисты очень хорошо знают, что могут иметь место очень сильные явления сенсибилизации. Боль, исходящая из какого-то одного места, может приобрести такую длительность и такую силу, что болевая реакция начинается на любое раздражение этой области тела. Достаточно просто прикоснуться бельем к больному участку тела, чтобы получился взрыв боли. Это есть проявление сенсибилизации.

С точки зрения истории науки, очень важное открытие сделал немецкий клиницист Гольдштейн, который много занимался изучением болевой чувствительности. Он обратил внимание на то, что при болевой чувствительности часто имеет место непрерывное нарастание ее. Он связывал это нарастание чувствительности с деятельностью вставочных нейронов в спинном мозгу, считая, что поступающие с периферии импульсы усиливаются и суммируются в них, как в усилительной системе. Из этого уже в 80-х годах прошлого столетия он сделал вывод, что, вероятно, в основе болевых ощущений лежат серии импульсов, которые, подобно пулеметным очередям, исходят от болевых рецепторов; что рецепторы т. о. надо рассматривать как генераторы частых импульсов.

К этому заключению Гольдштейн пришел только на основе своих клинических наблюдений и оценки картины протекания болевых ощущений.

А вот в 20-х годах нынешнего столетия благодаря применению осциллографа Эдриану удалось доказать, что каждый рецептор действительно является генератором импульсов и что в особенности болевые нервы дают длительную серию импульсов с очень широким диапазоном адаптации.

Очень важный пример взаимодействия афферентных систем можно привести из области нашего зрительного прибора. В зрительном аппарате мы тоже встречаем две системы рецепторных приборов и две системы афферентных волокон, которые в одном и том же органе расположены, от одного и того же органа несут импульсы, реагируют на один и тот же вид внешней энергии, но стоят на совершенно различных уровнях чувствительности. Каждая из этих систем обладает определенной степенью адаптации в известных состояниях, но состояния эти очень

резко расходятся и только в известной части друг с другом переслаиваются.

Я имею в виду палочковый и колбочковый аппараты нашего зрительного прибора. В центральной части нашей сетчатки (в центральной ямке) находятся только колбочковые элементы, затем, по мере удаления на периферию, эти колбочки встречаются все реже и реже, хотя и захватывают значительную часть сетчатки, кроме самых периферических ее слоев. Вся периферия сетчатки, за исключением центральной ямки (fovea centralis), занята сплошным слоем палочковых элементов.

В настоящее время хорошо выяснено, что наша адаптация к свету и к темноте определяется двумя моментами. С одной стороны, и палочковый, и колбочковый аппараты по тому принципу адаптации, о котором я только что говорил, могут более или менее приноравливаться к той или иной интенсивности света. Но все-таки зоны освещения, которые требуются для того, чтобы вызвать палочковый или колбочковый аппарат к деятельности, оказываются совершенно различными.

Палочковый аппарат — это аппарат ночного видения, а колбочковый — дневного. При слабом дневном освещении, не солнечном, в особенности при переходе к сумеркам, действуют оба эти аппарата. На наше счастье нижняя граница адаптации для колбочкового аппарата лежит ниже, чем верхняя граница для палочкового аппарата, так что в переходное время мы видим и тем, и другим приборами. При очень ярком освещении выбывают из строя палочки, при сумеречном освещении — колбочки. Но вот в остальное время они действуют одновременно, параллельно и известным образом друг с другом взаимодействуют.

С другой стороны, А. В. Лебединскому с сотрудниками удалось показать, что адаптация к темноте — переход от дневного видения к ночному — в значительной степени определяется тем, что между центральной ямкой, где имеется только колбочковый аппарат, и периферией сетчатки существует известное взаимодействие, адаптация протекает различно в зависимости от того, вовлечена центральная ямка в действие или нет.

Мы тут опять-таки наталкиваемся на наслоение двух афферентных систем различного качества, различного происхождения, с различными порогами раздражения, которые действуют параллельно, хотя известным образом взаимодействуют друг с другом, друг друга корригируют.

При дальнейшем анализе наших зрительных ощущений мы обнаруживаем не только взаимодействие центральной и периферической частей сетчатки, взаимодействие не только колбочкового и палочкового аппаратов, но и явления, разыгрывающиеся внутри этих аппаратов и связанные с цветоощущением и светоощущением. Оказывается, эти две категории ощущений тоже не безразличны друг другу. Эти, по-видимому, довольно самостоятельные по своему возникновению виды ощущений известным образом также взаимодействуют. Цветоощущение как бы умеряется светоощущением, светоощущение уже в свою очередь умеряется цветоощущением. Сейчас приходится говорить об этом лишь в общих чертах, подробности придется отложить на то время, когда будут указаны и приемы исследования, и способы наблюдения. Но важно запомнить сам принцип. Все показания, все импульсы, которые идут с периферии в центральную нервную систему, вызывают в различных ее отделах, в различных слоях коры определенные эффекты.

Между этими эффектами устанавливается взаимодействие, которое в конце концов создаст какую-то среднюю результирующую картину. Эта картина и характеризует наше нормальное восприятие.

Достаточно внести какие-нибудь изменения в тот или иной участок нашего тела или повредить ту или иную из этих афферентных систем, чтобы это равновесие было нарушено и сейчас же возникли новые явления, которые без такой трактовки, без понимания всех этих взаимоотношений кажутся просто чудесами. Взаимодействие афферентных систем — это основное явление, поэтому я считаю нужным говорить о нем.

Для того чтобы точнее понять, как это взаимодействие может происходить, я напомню вам ту структуру, о которой говорил вчера. Не нужно думать, что непременно эти взаимоотношения происходят между отдаленными друг от друга участками центральной нервной системы. Если мы говорим о взаимодействии слухового ощущения со зрительным, ясное дело, что здесь речь идет о взаимодействии отдаленных участков коры головного мозга. Проекционные зоны для слуховых и для зрительных волокон очень далеко отстоят друг от друга. Это совершенно самостоятельные проекционные отделы. И если между слуховым и зрительным видами чувствительности и улавливаются определенные взаимоотношения, то они должны осуществляться за счет каких-то дополнительных связей между этими отделами мозга.

Но когда мы говорим о взаимодействии колбочкового и палочкового аппаратов, то проекционная зона для них одна и та же. Может быть, когда-нибудь и удастся выявить отдельные очаги, отдельные участки в коре головного мозга (намеки на это существуют), относящиеся именно к fovea centralis или к периферии сетчатки, но пространственно разграничить палочковое представительство в коре от колбочкового представительства не так легко. А когда мы говорим о взаимоотношениях между светоощущением и цветоощущением, то тут картина еще более усложняется, ибо очевидно, что одни и те же периферические элементы за счет каких-то находящихся внутри них светочувствительных и цветочувствительных частиц могут различно реагировать на лучи различного преломления. Между этими светочувствительными и цветочувствительными частицами может происходить известное взаимодействие, которое можно представить себе либо как взаимодействие внутри самих периферических палочковых и колбочковых элементов, либо считать его результатом взаимодействия процессов, разыгрывающихся в отдельных слоях коры головного мозга.

И нужно всегда иметь в виду эту возможность определенных физиологических взаимоотношений не только по поверхности больших полушарий, но и в толще одного и того же участка мозговой коры. Если иметь это в виду, то станут понятными очень многие, на первый взгляд сложные случаи, когда у одного и того же человека сначала имеют место одни, а потом в силу чисто функциональных расстройств возникают совсем иные картины взаимоотношений.

В следующий раз я постараюсь показать вам, как на различных уровнях центральной нервной системы, на различных уровнях коры больших полушарий эти взаимоотношения между афферентными системами могут привести к результатам, одни из которых мы относим к категории грубых физиологических явлений, а другие — к области наивысших проявлений нашей психической деятельности.

ЛЕКЦИЯ III

Итак, мы разбирали с вами вопрос о том, каким образом может осуществляться и осуществляется взаимодействие различных афферентных систем и в чем оно может выразиться, какие различные формы оно принимает.

Тут приходится считаться с двумя различными сторонами дела. С одной стороны, с непосредственным взаимодействием афферентных систем у вполне сложившегося организма, когда в силу естественных условий существования животного или человека или в силу специально созданных экспериментальных условий на него одновременно падают различного рода раздражения и приводят одновременно в деятельное состояние различного рода рецепторы, результатом чего получается столкновение в центральной нервной системе потоков импульсов, пришедших по различным афферентным путям. Это — случай острого взаимодействия, непосредственной борьбы за рефлекторные дуги, за рефлекторную деятельность афферентных систем.

С другой стороны, приходится считаться с тем, что в процессе развития различные афферентные системы возникают в разные сроки и периоду возникновения каждой афферентной системы соответствует установление в организме определенного рода деятельности. Следовательно, эти деятельности должны иметь какую-то последовательность возникновения, связанную с тем, что они вызываются с тех или иных афферентных систем.

Вместе с тем если мы должны усматривать различные сроки возникновения афферентных систем, усматривать, так сказать, их относительную историческую давность, то естественно, что и деятельности, возникающие в связи с этими системами, тоже имеют различную историческую давность и, наслаиваясь друг на друга, должны вступать в известное взаимодействие. Более молодые формы деятельности, возникая позже, наслаиваясь на уже сформировавшиеся, как-то должны с ними столкнуться, и результатом этого должно быть или возникновение каких-то новых форм деятельности, или вытеснение молодыми формами форм более старых, или, наоборот, неспособность молодых побороть старые формы деятельности, основанные на более ранних афферентных системах. Словом, должны установиться какие-то новые соотношения, которые характеризуют данную эпоху развития организма. И в онтогенезе в основном повторяются те взаимоотношения, которые имели место в филогенезе.

Дальше нужно себе представить, что таких наслоений очень много, и, следовательно, чрезвычайно важно выяснить, в какой последовательности они возникают. Нужно все афферентные системы изучить с этой точки зрения, нужно точно знать, что нового вносит каждая из возникающих систем и как это новое, сталкиваясь со старым, приводит в конце концов к какой-то окончательной картине.

Важно то, что при развитии тех или иных интоксикаций, при попадании организма в какие бы то ни было неблагоприятные условия, при некоторых патологических процессах мы наблюдаем иную чувствительность к повреждающему агенту со стороны этих молодых образований по сравнению со старыми. И можно сказать, что существует известная закономерность, заключающаяся в том, что по отношению к подавляющему большинству вредных агентов молодые системы оказываются более чувствительными, чем старые, и позже образовавшиеся деятельности оказываются более податливыми, чем ранее образовавшиеся.

В результате этого вы можете при помощи той или иной интоксикации, при помощи того или иного неблагоприятного фактора создать известное расслоение тех деятельностей, которые определенным образом сложились в истории развития, и, выключив одни формы деятельности, освободить другие от их влияния.

Этот процесс приходится очень часто наблюдать. Не надо, конечно, делать из этого неправильного вывода, что вся патология нервной системы должна непременно рассматриваться под этим углом зрения и что нет случаев, когда отношения сложились бы иначе, но следует иметь в виду, что очень многие патологические состояния допускают такое толкование. Целый ряд патологических явлений может быть объяснен тем, что в силу большей чувствительности раньше выключаются молодые образования, более поздние формы деятельности, а более ранние при этом могут еще сохраняться. И при этом могут выявиться такие формы деятельности, которых мы в обычных условиях совсем не видим.

Некоторые из так называемых патологических рефлексов, с которыми приходится считаться в практике, и представляют собой как бы раскрепощение, освобождение от постоянного тонического угнетения рефлекторных деятельностей, которые когда-то существовали у наших предков, которые в известный период эмбрионального развития выступили на короткое время, может быть, всего на несколько часов (но все же имели свой исторический период существования), а затем оказались скрытыми, подавленными.

Сейчас мы постараемся разобрать некоторые примеры того и другого. Прежде всего обратимся к этим острым случаям взаимоотношений афферентных систем, которые приходится часто наблюдать как в условиях эксперимента, так и в условиях обыденной жизни и врачебной практики. Я уже говорил вам о том, что структура мозга допускает очень широкую иррадиацию возбуждения любого афферентного потока по всей центральной нервной системе, что в сущности никаких ограничений в этом отношении не существует. Однако сформировались определенные линии, по которым это возбуждение свободно иррадиирует. Вы хорошо знаете, что у высшего позвоночного животного, обладающего вполне сформированной центральной нервной системой (спинным и головным мозгом), в зависимости от того, какой участок тела вы раздражаете, в ответ на это раздражение получаются специализированные, ограниченные рефлекторные реакции, охватывающие только определенные мышечные группы. Причем эти реакции координированы, т. е. отдельные мышцы не препятствуют друг другу в своей деятельности. Так называемые антагонистические мышцы, двигающие суставами в противоположных направлениях, вызывающие перемещение костей в противоположных направлениях, не рвут друг друга, не перетирают друг друга механически, а деятельность их протекает так согласованно, что в результате получается либо сгибательный, либо разгибательный, либо абдукторный, либо аддукторный рефлекс.

Все это требует какого-то правильного, закономерного проведения возбуждения по путям центральной нервной системы, и можно было бы думать, что в процессе эволюции сложились какие-то постоянные проводящие пути для осуществления тех или иных рефлекторных актов.

Примитивно думающие люди считают, что дело так и обстоит, что когда физиологи или невропатологи говорят им о рефлекторных дугах, то это, действительно, какие-то дуги, которые раз навсегда настроены, представляют собой нечто вроде проволочных проводов, и что только по ним и может осуществляться передача возбуждения. Конечно, никто из физиологов и невропатологов так себе эти рефлекторные дуги не представляет. В действительности мы имеем дело с очень широкой возможностью передачи возбуждения с одного пункта на другой, и доказательством этого может служить картина того же стрихнинного отравления,

когда вы получаете в ответ на раздражение любой точки тела универсальную, обобщенную судорогу.

Мало того, есть факты, которые свидетельствуют о том, что каждое возбуждение, возникшее в каком бы то ни было пункте нашей нервной системы, фактически иррадиирует и очень широко охватывает решительно все отделы центральной нервной системы, но это возбуждение не находит себе выхода в какой-то внешней деятельности.

Речь идет не о том, что нет путей для перехода возбуждения, и не о том, что возбуждение не переходит в те или иные участки, а речь идет о том, что существуют в нервной системе два основных процесса, интимно друг с другом связанные, — это возбуждение и торможение; возбуждение определенных очагов обязательно сопровождается торможением других. В результате этого складывается определенная функциональная картина, которая обеспечивает возможность внешнего выявления определенной деятельности.

Такое представление возникло у нас в результате очень важного наблюдения. Затем оказалось, что подобные же наблюдения в несколько иных условиях были и у других авторов, однако они не сделали из них соответствующих выводов.

Дело заключается в том, что если вы какую-нибудь часть тела, допустим одну из задних конечностей собаки, деафферентируете, т. е. перережете все задние корешки, по которым от нее идут афферентные импульсы к центральной нервной системе, и, следовательно, с этой конечности уже не сможете вызывать никаких рефлекторных актов, то тогда эта конечность будет лишь моторно иннервируемой. Моторные пути у нее будут в полном порядке, и центральная нервная система сможет посылать к ее мышцам импульсы, но никаких показаний от этой конечности центральная нервная система получать не будет.

Как же ведет себя эта деафферентированная конечность?

Прежде всего оказывается, что конечность эта не парализована, она участвует в движениях, но участвует иначе, чем остальные три конечности. В то время как три конечности проделывают правильные локомоторные акты, эта четвертая, деафферентированная конечность принимает участие решительно во всех других движениях. Животное стоит на ногах и ест из чашки пищу, как всякая нормальная собака, наклоняет голову, проделывает известные движения челюстями и шеей и т. д. Три конечности удерживают тяжесть тела этой собаки, а четвертая в это время проделывает всякие движения: то сгибается, то разгибается, то отводится, то приводится. При каждом жевательном движении вы наблюдаете очень размашистые, широкие движения этой деафферентированной конечности.

Когда это животное бежит, то своими тремя конечностями осуществляет правильную локомоторную деятельность, а эта четвертая конечность то оказывается флексированной, то проделывает ритмические движения. Когда животное останавливается, вы видите, что эта конечность или висит как плеть, или оказывается приподнятой, и впечатление такое, что ее «забыли» в том или другом положении.

Когда вы уложите такое животное на стол и успокоите его, оно начинает задремывать. В период наступления сна, в переходный период от бодрствования ко сну вы видите правильные ритмические сокращения этой конечности. Что же оказывается, если вы подсчитываете ритмы этих сокращений? Оказывается, что эти движения синхронны с дыхательными движениями. Каждый дыхательный импульс ведет не только к расширению и спаданию грудной клетки, но, кроме того, еще и к раз-

машистым движениям деафферентированной конечности, причем совпадение этих движений абсолютно точное.

Из этого приходится сделать вывод, что деафферентированная конечность, потерявшая способность посылать афферентные импульсы в центральную нервную систему, вместе с тем находится под каким-то влиянием всех решительно афферентных потоков, которые притекают к центральной нервной системе, и под влиянием всех автоматических возбуждений, которые возникают в центральной нервной системе, в частности под влиянием дыхательного автоматизма.

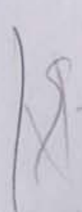
Но оказывается, что если присмотреться к нормальным животным, то в известных условиях можно увидеть аналогичную картину. Если очень внимательно следить за действием наркоза у собаки, то на определенной стадии его можно заметить, как она начинает проделывать всеми четырьмя конечностями небольшие вздрагивания в ритме дыхания. Следовательно, возбуждение с дыхательного центра иррадиирует на центры всех решительно конечностей и ведет к таким вздрагиваниям. То же самое можно наблюдать даже при нормальном физиологическом сне; у некоторых собак при известной глубине сна конечности, особенно наиболее дистальные их части, проделывают легкие вздрагивательные движения.

При систематическом изучении состояния отдельных мышечных пучков и участия их в той или иной деятельности можно наблюдать, что в течение всей жизни каждая мышечная группа получает легонькие импульсы со стороны дыхательного центра. Возбуждение дыхательного центра иррадиирует широко по всей центральной нервной системе.

Если регистрировать электрические явления, которые возникают в центральной нервной системе, то можно убедиться в том, что дыхательные ритмы сказываются решительно на всех отделах центральной нервной системы, в частности и на коре головного мозга. Это обстоятельство в высшей степени важно в том отношении, что свидетельствует об очень широком воздействии каждого возбуждения, возникшего в центральной нервной системе. Между тем эти иррадиирующие волны возбуждения не дают в обычных условиях сколько-нибудь заметных эффектов, потому что они оказываются заторможенными со стороны других импульсов.

В частности, если вернуться опять к деафферентированной конечности, то мы должны признать, что афферентные потоки, идущие от нее, не только ведут к возникновению рефлекторных актов этой конечности, но и оказывают какое-то умеряющее, угнетающее действие на сответствующие центральные образования и не допускают того, чтобы притекающие со стороны иррадиированные волны возбуждения всякий раз приводили бы к деятельности.

Очень важно точное уяснение всех закономерностей, по которым складываются эти возбуждающие и тормозящие импульсы и создаются в конце концов те или иные картины мозаичного распределения очагов возбуждения и торможения. Таким образом, вся центральная нервная система в силу своих структурных особенностей способна к суммарному, диффузному возбуждению, и строго координированные акты не являются результатом существования каких-то совершенно изолированных проводников, а результатом определенного взаимодействия двух функциональных состояний — возбуждения и торможения.



Взаимоотношения, которые создают определенное направление распространения возбуждения, которые обеспечивают возможность одним волнам возбуждения пойти по одним путям и закрывают для них дру-

гие или открывают одни и те же пути для одних афферентных импульсов и закрывают их для других, сами являются результатом взаимоотношений, сложившихся в течение предшествующей жизни как данного индивидуума, так и всего вида. В известных отделах центральной нервной системы, за исключением коры головного мозга, мы имеем дело с такими взаимоотношениями, которые сформировались в течение видовой жизни, в течение тех миллионов лет, когда происходило развитие данного вида, и эти взаимоотношения носят уже унаследованный характер.

Оказывается, что как только начинает формироваться рефлекторная деятельность, мелкие очаговые рефлексы, наблюдающиеся на самых ранних этапах эмбрионального развития, уже являются до известной степени координированными. Значит, с самого начала, еще в процессе развития идет не только возникновение рефлекторных актов, но и их функциональное формирование, и их приспособление к будущей деятельности и создание определенных координационных отношений. Но эти координационные отношения еще очень ограничены и очень примитивны.

Когда наступает стадия объединения всех сформировавшихся очагов центральной нервной системы, начинается период генерализации всех рефлексов. В ответ на любое раздражение вы получаете генерализованный рефлекс либо в форме общих быстрых вздрагиваний, либо в форме общей тонической судороги. А потом уже на этом фоне выкристаллизовываются те окончательные координации, с которыми мы встречаемся в нашей нормальной жизни. При этом оказывается, что даже в ранней стадии постнатальной жизни, уже после рождения животного еще не все координационные отношения сложились. В первые месяцы постнатальной жизни идет окончательное формирование коры головного мозга, и это формирование коры головного мозга привносит новый, существенно важный момент — момент образования условных связей.

Вы все, вероятно, знаете, что, по предложению И. П. Павлова, мы в настоящее время все рефлекторные деятельности делим на две категории: на рефлексы врожденные, или безусловные, и рефлексы приобретенные, или условные.

Условные рефлексы представляют собой известное наслоение над безусловными рефлексами и возникают в индивидуальной жизни в силу того, что тот или иной, сначала индифферентный, раздражитель во времени совпадает с таким раздражителем, который может вызвать врожденный, безусловный, рефлекс. Так что на почве каждого безусловного рефлекса может образоваться бесконечно большое число условных рефлексов.

Образование этих новых связей, новых рефлекторных актов осуществляется посредством коры головного мозга. Импульсы должны обязательно достичь коры головного мозга, и за счет тех проводников связей, которые имеются в коре головного мозга, устанавливаются эти новые рефлекторные акты.

Возникает вопрос: в каких слоях коры мозга возможны эти передачи и как они там осуществляются?

Мы сейчас можем себе представить, что афферентные потоки, которые идут по различным афферентным путям к центральной нервной системе, могут вступать во взаимодействие внутри спинного мозга, и они действительно вступают там во взаимодействие.

Если мы берем животное с перерезанным спинным мозгом и изучаем у него рефлекторные акты только определенного отрезка спинного мозга, отделенного от вышележащих частей центральной нервной системы, то

уже тут мы можем наблюдать, что рефлексы протекают различно в зависимости от того, какие сопутствующие побочные раздражения будут нанесены на туловище или конечности животного при действии основного раздражителя. И тут мы встречаемся со взаимодействием афферентных систем в том отделе центральной нервной системы, который целиком использован для врожденных деятельностей.

Такую картину при изучении взаимоотношений рефлекторных актов, основанных на борьбе афферентных импульсов, установил в свое время Шеррингтон.

Но когда мы переходим к более высоким отделам центральной нервной системы, то улавливаем еще и новые взаимоотношения. Здесь не только устанавливается известная борьба за передачу импульсов внутри спинного мозга между отдельными афферентными потоками, идущими от самого туловища и конечностей, но вмешиваются импульсы и от вышестоящих рецепторных аппаратов, в первую очередь со стороны вестибулярного прибора внутреннего уха. Оттуда текут импульсы, которые оказывают свое влияние на всю массу центральной нервной системы и обеспечивают осуществление тех сложных рефлекторных актов, которые мы расматриваем как основной фон для всей остальной рефлекторной деятельности.

Возникновение рефлексов с вестибулярного прибора тоже составляет определенную эпоху в истории онтогенетического развития животного. В известный период эмбриональной жизни последовательно развивается целый ряд рефлекторных актов, исходящих от вестибулярного прибора. Эти вновь появившиеся рефлекторные акты не только сами вступают в общий круг деятельности нервной системы, но подчиняют себе до известной степени весь рефлекторный аппарат.

И вот в зависимости от того, какое вы нанесете раздражение на вестибулярный прибор, как вы измените положение головы животного: приведете ли ее в известное вращательное движение вокруг продольной (горизонтальной) оси или вокруг вертикальной оси, — вы можете резко изменить у животного все рефлекторные акты, протекающие за счет спинальных рефлекторных аппаратов.

Взаимодействие афферентных систем мы можем улавливать еще и по субъективным показаниям. И вот тут за счет взаимодействия различных уровней центральной нервной системы — спинного, продолговатого, среднего мозга и вышележащих отделов и, наконец, коры головного мозга — могут происходить очень интересные передачи возбуждения с одних очагов на другие и вмешательство одних афферентных систем в деятельность других. Тут могут быть очень различные случаи, я же сошлюсь на те, которые представляют интерес.

Прежде всего приходится считаться с явлениями так называемой синестезии. Я говорил вам, что возбуждение может широко иррадиировать по центральной нервной системе и вести к тому, что в совозбуждение будут вступать отдаленные области тела, например задние конечности будут принимать участие в дыхательных движениях. Или, например, иногда акт мочеиспускания сопровождается не только теми ощущениями, которые обычно свойственны ему, но и чувством боли в какой-нибудь области тела, чаще всего той, где когда-то имелся патологический процесс, где когда-то были длительные боли. Эти боли уже изжитые, их нет, но акт мочеиспускания как бы затрагивает старую больную точку в центральной нервной системе и сопровождается ощущением боли. Болевые ощущения могут быть очень различными по интенсивности. Они могут быть очень длительными и тягостными, могут быть ми-

молетными, но во всяком случае получается такая картина, что раздражение, вызываемое прохождением мочи через какие-то отделы мочеиспускательного канала, вызывает поток импульсов в центральную нервную систему. Этот поток импульсов, очевидно, широко иррадиирует, но ни к каким особым субъективным ощущениям не приводит, однако один чувствительный очаг, который когда-то был длительно возбужден, реагирует соучастием в этом процессе, и получается переход от одной деятельности к другой.

Старая, забытая, совершенно изжитая боль может воспроизводиться не только нанесением болевого раздражения на ранее болезненный участок тела, но и всяким другим раздражением, например звуковым. В данном случае мы имеем дело с самой обычной иррадиацией возбуждения с нижележащих отделов центральной нервной системы, по всей вероятности, или на подкорковые образования мозга, или в низшие слои коры головного мозга. По такому же принципу могут наблюдаться переходы возбуждения и в более высоких отделах центральной нервной системы.

Иногда попадаются отдельные индивидуумы, у которых такие явления синестезии наблюдаются даже в самых нормальных условиях. Если привести такого человека в темную комнату, дать успокоиться его зрительному аппарату, адаптироваться к темноте, и после этого нанести ему звуковое раздражение, то раздражение это будет сопровождаться у него определенным зрительным ощущением. Это не все могут улавливать у себя; по всей вероятности, тут, с одной стороны, требуется достаточная чувствительность прибора, а с другой — умение наблюдать. Попадаются люди, которые говорят, что у них всякое световое раздражение сопровождается определенным звуковым ощущением.

Все это — частные доказательства того факта, что афферентные импульсы, притекающие к центральной нервной системе, не только возбуждают соответствующие им проекционные аппараты, но могут широко иррадиировать и вовлекать другие афферентные системы. Между этими различными системами существуют двоякого рода взаимоотношения. С одной стороны, в силу простой иррадиации может наблюдаться совозбуждение, которое может дать картину синестезии, а с другой стороны, может быть обратная картина — торможение других отделов и выкристаллизовывание чистых форм ощущений.

Говоря о взаимоотношениях афферентных систем, я до сих пор подчеркивал только одну сторону дела — непосредственное столкновение потоков импульсов в центральной нервной системе и непосредственные их взаимоотношения за счет тех обширнейших связей, которые существуют в центральной нервной системе на различных ее уровнях. Но этим дело не исчерпывается. Отдельные афферентные системы могут друг с другом взаимодействовать еще и иным путем, именно — с помощью вегетативной нервной системы.

В связи с этим я должен немного отступить от порядка изложения и сказать несколько слов о различных центробежных влияниях, которые осуществляются в организме. Вы хорошо знаете, что мы в настоящее время усматриваем самые различные выражения этих центробежных влияний. Это — двигательные эффекты (сокращения различных мышечных групп), секреторные эффекты (деятельность желез), сосудодвигательные и т. д., и, кроме этого, приходится говорить о так называемых трофических импульсах, о трофических влияниях. На этих трофических влияниях я хотел коротко остановить ваше внимание.

Вопрос о трофическом влиянии — очень старый. Возник он не у физиологов, а у практических врачей, у клиницистов.

Издавна существовало представление о том, что центральная нервная система оказывает известное влияние на течение различных процессов в тканях организма, в том числе и на процессы, связанные с питанием тканей. Что, следовательно, трофе (питание тканей) подконтрольно нервной системе. Отсюда возникло представление о том, что должны существовать специальные трофические нервы, которые этой трофикой управляют, управляют регуляцией процессов питания, регуляцией процессов обмена веществ в тканях.

Это представление очень долго держалось в практической медицине, и физиологи вслед за практиками придерживались его. Затем, в середине прошлого столетия, начались специальные изыскания, направленные на то, чтобы проверить существование трофической иннервации. Эти изыскания на первых порах привели к отрицательным результатам, вернее, привели к тому, что как патологи, так и физиологи стали отрицать существование специальных трофических нервов. Между тем, из клиники хорошо известно, что целый ряд заболеваний как центральной, так и периферической нервной системы сопровождается очень существенными расстройствами трофики тканей, серьезными нарушениями питания тканей в форме различных изъязвлений, омертвений, разрастания рогового слоя, избыточного роста волос и т. д.

Затруднения, которые возникли при научной разработке вопроса о трофической иннервации, основаны, как мне кажется, на следующих моментах.

Для того чтобы создать правильное представление о трофической иннервации, обратились к изучению наиболее бьющих в глаза явлений — тех дистрофических расстройств, которые наблюдаются в различных органах и тканях при патологических процессах в центральной или периферической нервной системе. Но этот период изучения вопроса о трофической иннервации совпал с периодом очень больших достижений в области естественных наук, и эти большие достижения, как это иногда бывает в науке, оказались помехой для решения этого вопроса. Человеческая мысль так устроена, что если обнаруживается успех в каком-нибудь одном направлении, какое-нибудь явление очень отчетливо и хорошо выступает, то оно затемняет все остальное, и человек стремится все подогнать под это явление.

Так произошло и с вопросом о трофической иннервации. Как раз в этот период были открыты патогенные микроорганизмы, затем были обнаружены сосудодвигательные нервы и, наконец, при изучении роли отдельных периферических нервов было выявлено их значение как проводников чувствительности при травматизации периферических участков. Этим трем явлениям — нарушению кровообращения, нарушению чувствительности и присоединению инфекционного процесса — стали приписывать все картины трофических расстройств, которые наступают при повреждении тех или иных периферических нервов.

Но, конечно, с течением времени оказалось, что это не совсем так, и в настоящее время удается вызывать целый ряд трофических расстройств в органах и тканях при таких условиях, когда совершенно исключена возможность травматизации, исключена возможность проникновения инфекции и не нарушено кровообращение. Даже в таких органах, как например роговица, которая непосредственного кровоснабжения не имеет, эти процессы могут разыгрываться и разыгрываются независимо от нарушения кровообращения.

Теперь можно считать твердо установленным, что такого рода специальное трофическое влияние, влияние, обусловливающее благополуч-

ное существование и нормальный обмен веществ в тканях, осуществляется нервными приборами, нервными аппаратами. Но из этого не следует, что нужно признавать наличие каких-то отдельных трофических нервов, ничего другого не делающих. Эти резкие трофические расстройства, с которыми приходится считаться в нашей практике, связаны с деятельностью заднекорешковых волокон или их аналогов в черепномозговых нервах (в частности с деятельностью n. trigeminus) — все они являются проводниками очень существенных трофических влияний.

В настоящее время приходится думать, что трофические расстройства, которые вызываются экспериментально при повреждении этих нервов, не являются средствами выпадения чувствительности и расстройства кровообращения и представляют собой результат не столько потери проводимости, сколько длительного, постоянного раздражения этих заднекорешковых волокон.

Наиболее резкие расстройства возникают именно в том случае, когда повреждается спинальный ганглий или когда происходит отделение этого ганглия от центральной нервной системы, но клетки его остаются в связи с периферическими органами; когда вы сознательно наносите травму заднекорешковому нервному волокну, в особенности его клеточным образованиям, и поддерживаете эту травму в течение некоторого времени. Есть основания думать, что в данном случае речь идет о так называемом антидромном проведении раздражения по задним корешкам и что трофические расстройства есть результат антидромных влияний заднекорешковых волокон.

В связи с этим возникает вопрос: действительно ли существуют такие антидромные влияния и можно ли их как-то иначе доказать?

Один из моих сотрудников, безвременно погибший В. Р. Сонин, установил, что заднекорешковые волокна лягушки являются проводниками целого ряда своеобразных влияний на периферические органы, в частности на кожу. Сейчас эти данные Сонина подтверждены и другими работниками моих лабораторий. Мы сейчас совершенно уверены в том, что, раздражая периферический конец заднекорешковых волокон, можем вызвать изменения функциональных свойств некоторых мышечных групп, можем вызвать электрические потенциалы в коже; при перерезке этих заднекорешковых волокон можем нарушить трофику мышцы в том смысле, что на стороне перерезки мышца теряет свое вещество и резко атрофируется по сравнению с мышцей нормальной. Здесь речь, очевидно, идет об антидромных влияниях, приходящих в мышцу по тем проприоцептивным волокнам, которые от мышцы несут импульсы к центральной нервной системе.

Такие антидромные влияния доказаны были и для заднекорешковых волокон, и для волокон n. trigeminus. В частности, А. В. Лебединским антидромные влияния волокон n. trigeminus были установлены как в отношении зрачка и роговицы, так и в отношении всего глазного прибора. Это в высшей степени важный момент, с которым нужно считаться.

И клиника, насколько я знаю, учит, что целый ряд заболеваний (например болезнь herpes Zoster), вызывающих появление на поверхности кожи сильно болезненных пузырей, носящих сегментарный характер, всегда связан с поражением определенных заднекорешковых волокон или спинальных ганглиев. Независимо от того, каков патогенез этого заболевания, здесь речь идет о поражении задних корешков и связанных с этим трофических расстройствах на кожной поверхности.

Второй пример такого важного трофического влияния нервной системы мы видим со стороны передних корешков, именно — со стороны

моторных нервов. В клинике давно известно, что повреждение передних корешков сопровождается не только параличом соответствующих мышц, но и постепенно развивающейся атрофией мышц и если не созданы условия для того, чтобы перерезанный моторный нерв регенерировал и реституировал, то поперечнополосатая мышца полностью атрофируется и почти что сходит на нет. Красные и толстые мышечные пучки превращаются в ничтожные, тонкие, желтые восковидные пучки, которые уже неспособны производить сокращения, неспособны выполнять какую-либо работу.

Если оставить в стороне эти поздние и резкие степени атрофии мышечной ткани, то уже на ранних этапах перерезки моторного нерва можно обнаружить явления, которые тоже заставляют нас говорить о трофической роли переднекорешковых или двигательных волокон, но в несколько особом понимании этого слова.

В настоящее время мы знаем, что весь процесс развития мышечной ткани и формирования тех функциональных свойств, которыми отличаются известные нам двигательные аппараты, стоит в тесной зависимости от развития нервного прибора и с того момента, как в мышцу вступает нервное волокно, все дальнейшее развитие мышечного волокна уже идет по иным путям, чем если бы мышца была предоставлена самой себе. Мы имеем этому следующее доказательство. Если вы у взрослого животного перережете моторный нерв какой-нибудь области тела, допустим n. hypoglossus, и освободите язык от моторного влияния этого нерва, то в течение ближайших дней мышца начнет обнаруживать новые свойства, а как мы теперь говорим, напротив, начнет обнаруживать свои старые свойства, которые у нее были скрыты благодаря существованию моторной иннервации.

Дело заключается в следующем. На поверхности такого языка, у которого перерезан моторный нерв, вы видите сквозь слизистую оболочку подергивания, неодновременно протекающие в различных частях и придающие всей поверхности языка вид как бы волнующегося моря. Эти фибрилляции, подергивания отдельных мышечных пучков, длятся целыми часами и сутками.

Если вы произведете у нормального животного раздражение периферического конца чувствительного нерва, именно — n. lingualis, то никаких особых эффектов, кроме расширения кровеносных сосудов, вы не увидите. Но, если вы такое же раздражение n. lingualis произведете у животного, у которого дней за пять-за шесть до этого вы перерезали моторный нерв (n. hypoglossus), то вы получите сначала усиление этих фибрилляций, а затем слияние их в синхронные тонические сокращения, которые ведут к тому, что язык поднимается со своего ложа, и принимает новое положение и может в этом положении противодействовать силе тяжести в течение нескольких десятков секунд, а иногда и минуты.

Этот факт был установлен еще в 1868 или 1869 г., но тогда он был недостаточно расшифрован. В настоящее время, когда выяснилось, что каждый периферический нерв при раздражении дает на периферии образование известных химических продуктов, являющихся химическими регуляторами, а иногда и медиаторами возбуждения, возникла мысль, что это влияние n. lingualis осуществляется благодаря тому, что при его раздражении продуцируется ацетилхолин, возбуждающий тонические сокращения некоторых мышечных пучков. В действительности это так, по-видимому, и есть.

Оказывается, что если вы нормальной собаке или нормальной кошке введете внутривенно ацетилхолин, то мускулатура языка на него не реа-

гирует, но если вы предварительно, за 5—6 дней, перерезали моторный нерв, то мышцы начинают реагировать на ацетилхолин и реагируют именно таким же клоническим сокращением, как и на раздражение периферического конца n. lingualis. Nervus lingualis — это центростремительный нерв, аналог спинальных нервов. Он оказывает влияние на расширение сосудов через продукцию ацетилхолина. И мы видим, что раздражение этого чувствительного или сосудорасширяющего нерва и введение ацетилхолина дают одну и ту же картину: мышца, лишенная моторной иннервации, через несколько дней начинает реагировать на ацетилхолин, на который она в норме не реагировала, и начинает отвечать на раздражение периферического конца сосудорасширяющего нерва, на который она раньше не отвечала. Эта картина длится в течение десятков дней.

Если вы перерезанный n. hypoglossus сшили и обеспечили возможность регенерации, а эта регенерация требует приблизительно 45—50 дней, то через 45—50 дней вы видите новую картину: моторный нерв снова приобрел власть над мускулатурой языка, он начинает вызывать его сокращения. Но в это время пропадает способность язычной мускулатуры отвечать на раздражение n. lingualis и пропадает способность отвечать на ацетилхолин.

Из этого приходится сделать вывод, что если вы лишаете мышцу моторной иннервации, то она каким-то образом переделывает, изменяет как-то свои функциональные свойства и становится способной реагировать на некоторые химические раздражители, в частности на ацетилхолин.

Это же относится и к никотину, он вызывает такой же эффект.

В чем же тут дело?

Уже давно было обнаружено, что некоторые мышцы в норме реагируют на никотин, например некоторые мышцы птиц (курицы, голубя). Среди мышц лягушки можно найти определенные группы, определенные категории мышечных элементов, которые и в норме реагируют на введение никотина и ацетилхолина, тогда как другие не реагируют. Из этого возникло учение о так называемых тонических и не тонических мышцах. Начали называть тоническими мышечными волокнами те из них, которые в норме реагируют на введение ацетилхолина, тогда как нетоническими стали называть волокна, которые на ацетилхолин не реагируют. Сокращения, вызываемые под влиянием ацетилхолина и никотина, всегда носят тонический характер, представляют собой очень затяжные сокращения.

Значит, мы вправе сказать, что нетонические мышцы, мышцы языка собаки, под влиянием перерезки моторного нерва приобрели те свойства, которые характерны для тонических мышц лягушки или для тонических мышц птиц.

Мало того, оказалось, что в процессе эмбриогенеза мышцы эмбрионов собаки и других млекопитающих тоже оказываются в этом смысле слова тоническими мышцами, т. е. реагируют на введение ацетилхолина.

Когда перебрали огромное количество мышц, которые представлены во всем животном царстве, в различных классах животного царства и на различных этапах его развития, то оказалось, что существует целая гамма мышечных волокон, которые по-разному ведут себя в отношении химических раздражителей. Сейчас разработана определенная шкала химических агентов, с помощью которой можно отнести ту или иную мышцу по степени ее реагирования на тот или иной химический агент на определенную ступень этой общей огромной шкалы мышечных эле-

ментов. Такими реагентами служат ацетилхолин, никотин, ареколин, пилокарпин, кураре, адреналин.

В норме мышцы млекопитающих животных не реагируют ни на один из этих химических раздражителей, а когда вы перережете моторный нерв, то они начинают реагировать на ацетилхолин и никотин.

Если вы обратитесь к другим представителям животного царства, то вы увидите, что некоторые мышцы птиц и некоторые мышцы лягушек уже в норме реагируют на ацетилхолин. Эмбриональные мышцы млекопитающих, в зависимости от того, на какой стадии эмбрионального развития вы их застанете, могут дать реакцию только на ацетилхолин, а могут дать реакцию иногда и на другие яды. Среди же огромного количества мышц других классов животных обнаруживаются такие, которые реагируют и на ацетилхолин, и на ареколин, и на пилокарпин, есть, наконец, такие, которые реагируют и на кураре не параличом, а сокращением, и такие, которые реагируют сокращением и на адреналин. При этом удается проследить, что такая реакция соответствует степени эволюционного прогресса мышечной ткани. Чем дальше продвинулась мышца в своем эволюционном развитии, тем она больше освобождена от влияния этих химических агентов, тем все меньше и меньше становится число химических агентов, способных вызвать сокращение мышцы, и тем точнее подчиняется мышца нервным влияниям.

На мышцах развивающихся эмбрионов или в первые дни постнатальной жизни животного мы можем проследить за тем, как постепенно начинает ограничиваться реакция на эти химические яды, на химические раздражители, как в конце концов пропадает даже реакция на ацетилхолин и как в то же время вступает в силу моторный нерв, причем мы можем даже уловить такие стадии, когда мышца еще реагирует на ацетилхолин и уже реагирует на влияния с моторного нерва. Мы можем тогда увидеть и борьбу этих двух влияний: после раздражения моторного нерва реакция мышцы на ацетилхолин в течение некоторого времени ослаблена.

Наконец, путем тщательных изысканий нам удалось обнаружить даже среди существующих сейчас мышечных образований такие, которые занимают промежуточное положение. Были получены очень важные факты в отношении мускулатуры мочевого пузыря лягушки.

Относительно мочевого пузыря лягушки шли большие споры. Покойный Ленгли и я утверждали, что мочевой пузырь лягушки иннервируется переднекорешковыми волокнами парасимпатической системы, а покойный австрийский физиолог Штейнах утверждал, что иннервация мочевого пузыря лягушки осуществляется через задние корешки, а не через передние. Этот спор оставался в течение некоторого времени неразрешенным, и только благодаря тому, что наша мысль направилась в сторону изучения эволюции мышечного волокна и нервно-мышечного прибора, нам удалось его разрешить. В. Р. Сонин показал, что правы и те, и другие, что, действительно, моторные эффекты мускулатуры мочевого пузыря могут быть вызваны и переднекорешковыми волокнами, и заднекорешковыми волокнами, но только это совершенно различного рода сокращения, и одни из них могут преобладать в то или иное время года или при тех или иных условиях, а могут и известным образом друг с другом взаимодействовать.

Оказывается, что действие передних корешков, парасимпатических волокон передних корешков 9-го и 10-го спинальных нервов, сопровождается мышечным сокращением со сравнительно коротким скрытым периодом, очень быстрым развитием сокращения и сокращением до-

вольно мощным. Раздражение задних корешков тех же нервов дает эффект с длительным латентным периодом, с очень медленным развитием сокращения, с сокращением затяжным, но по интенсивности обычно уступающим эффектам передних корешков.

Дальше мы, работая на мускулатуре языка, показали, что после перерезки моторного нерва, в тот период, когда моторный нерв уже потерял свое двигательное влияние на мышцу, а мышца начала реагировать на раздражение чувствительного нерва (n. lingualis), предварительное раздражение моторного нерва, не дающее моторного эффекта, может оказать тормозящее влияние на мышцу и помешать эффекту n. lingualis.

И тогда мы с А. Г. Гинецинским сделали из этого заключение, что, очевидно, всякий моторный нерв воздействует на мышцу двояким образом: с одной стороны, он подавляет ее способность реагировать на химические агенты, подавляет ее наклонность к автоматизму, а с другой — сам начинает на нее действовать и посылать эти моторные импульсы.

Для того чтобы было достигнуто полное подчинение мускулатуры центральной нервной системе и абсолютно точное управление мускулатурой со стороны центральной нервной системы, конечно, нужно, чтобы мускулатура была свободна от химических влияний, иначе какая же это получится координация, если по координационному акту требуется, чтобы мышца была расслаблена, а она под влиянием химических агентов, находящихся в крови, будет давать тонические сокращения. Значит, идет этот двоякий процесс, и мы убедились в этом путем раздражения моторного нерва в период дегенерации, вскоре после перерезки, а затем — и в другой серии опытов. Мы сшивали перерезанный n. hypoglossus и ожидали его регенерации и функциональной реституции. Оказалось, что при этом реституционном процессе в первую очередь проявляется способность этого возродившегося нерва ликвидировать чувствительность к ацетилхолину и к раздражению n. lingualis, а уж после — через день или два, способность вызывать сокращения. Так что моторный нерв сначала ликвидирует способность мускулатуры сокращаться под влиянием химических агентов, а потом уже приобретает способность вызывать двигательные эффекты.

То же самое обнаружилось и в отношении мочевого пузыря лягушки, но только как нормальное явление. Заднекорешковые волокна еще сохранили способность вызывать эти тономоторные эффекты, а переднекорешковые волокна уже приобрели способность вызывать сокращения. И мы можем поймать и ту, и другую форму двигательного ответа — медленные тонические сокращения на раздражение задних корешков и относительно более быстрые и более сильные сокращения под влиянием передних корешков.

В. Р. Сонину удалось показать также, что если вы основательно пораздражаете передние корешки и после этого будете раздражать задние корешки, то на некоторое время влияния задних корешков окажутся подавленными. И, очевидно, все удачи и неудачи, с одной стороны, Штейнаха, а с другой — Ленгли и мои именно тем и объяснялись, что мы пробовали раздражать то один, то другой нерв и, таким образом, я и Ленгли создавали условия, которые мешали возникновению эффектов с задних корешков. Штейнах же создавал условия, которые мешали возникновению эффекта с передних корешков. Но когда к этому исследованию подошли более основательно и стали применять соответствующие интервалы, соответствующую последовательность раздражения, оказалось, что действительно существуют оба эффекта. И мы сейчас рассматриваем мочевой пузырь лягушки и его иннервационный аппарат как при-

мер определенной промежуточной стадии развития, когда еще не сгладилась первичная форма реакции мышцы на нервные элементы, но когда уже начала устанавливаться вторичная, более поздняя и окончательная форма иннервации.

Какие выводы надо сделать из этого?

Выводы такие, что первоначально нервные волокна благодаря способности к антидромному проведению, т. е. к проведению в обоих направлениях, все без различия влияют на мышцу. На мышечных препаратах эмбрионов, вероятно, удастся обнаружить, что всякая мышца сначала реагирует на раздражение и передних, и задних корешков; что и чувствительные, и моторные нервы сначала одинаково проводят импульсы в обоих направлениях и могут воздействовать на ткани приблизительно одинаково.

Но затем начинается расщепление, начинается функциональная дифференциация, которая приводит в конце концов к тому, что заднекорешковые волокна теряют свой эффект, тогда как переднекорешковые становятся моторными. Превращению переднекорешковых волокон в моторный аппарат предшествует этап ликвидации автоматизма мышц и ликвидации их способности реагировать на заднекорешковые волокна. Если перерезать моторный нерв и выключить его влияния, то через некоторое время удается наблюдать как бы обратное развитие мышечной ткани, она снова возвращается на какой-то более ранний этап своего развития и восстанавливает утраченные свойства. Последнее обстоятельство имеет огромное значение как для теории, так и для клиники, где очень многие явления патологической деятельности (в том числе и патологической деятельности нервно-мышечного прибора) могут быть поняты только с точки зрения истории развития мышечной ткани и ее иннервационных приборов.

ЛЕКЦИЯ IV

В предыдущей лекции я успел вам сказать, что в отношении тех трофических влияний, которые выражаются в возникновении патологических процессов в коже или в других тканях организма, главным образом в покровах, затем в костной системе, за последние десятилетия накопился очень большой материал. Этот материал заставляет признать, что в этих патологических процессах действительно повинна трофическая нервная система, но что функция ее осуществляется не какими-то особыми, специальными трофическими волокнами, а представляет собой проявление антидромного влияния заднекорешковых чувствительных волокон.

Заднекорешковые волокна, как выяснилось в последнее время, обладают целым рядом антидромных эффектов, и при условии их сильной ирритации (обусловленной либо механическими причинами, либо патологическими процессами в трофических центрах этих волокон, т. е. в спинальных ганглиях и в соответствующих им ганглиях головного мозга) возникают очень значительные изменения в состоянии тканей, выражающиеся различными язвами, распадом тканей, гипертрихозами, гиперкератозами и т. д.

Такую картину трофических расстройств наблюдал и Хэд в своем классическом эксперименте с перерезкой поверхностной кожной ветки лучевого нерва — n. radialis. На известном этапе регенерации и функциональной реституции этого перерезанного нерва выступили резкие трофические расстройства. Это произошло как раз в тот период, когда протопатическая чувствительность уже в значительной степени восста-

новилась и началась реституция эпикритической чувствительности. В это время Хэд обнаружил резкие трофические расстройства в пораженной области, которые выражались в сухости эпидермиса, в шелушении его, в гипертрихозе, а впоследствии в выпадении этих волос. И только к концу пятого года полностью восстановились нормальные отношения.

Исследования, проведенные в наших ленинградских лабораториях, тоже показали, что раздражение спинальных ганглиев или соответствующих им ганглиев серого бугра в тригеминальном нерве сопровождается резкими трофическими расстройствами и что дело тут сводится не к выключению чувствительности, а к раздражению этих нервов, которые антидромно проводят либо особые, специальные процессы возбуждения, либо, может быть, действуют продуктами своего метаболизма.

Затем на прошлой лекции мы перешли к рассмотрению вопроса о другой форме трофического воздействия, которое выражается в том, что моторные волокна, следовательно, волокна передних корешков и соответствующих им черепномозговых нервов, вступая в связь с мышечной тканью, врастая в нее, оказывают известное влияние на дальнейший ход ее развития. И мы в настоящее время думаем, что, вероятно, влияние это двухстороннее. Что, с одной стороны, нервные волокна очень существенно влияют на ход развития мышечного волокна, а с другой — и связь мышцы с нервом имеет известное значение для развития нервной ткани. Во втором случае у нас каких-либо ясных доказательств нет, скорее — известное предположение, а вот в отношении влияния врастающего нерва на мышечную ткань имеются очень существенные данные.

Как я уже вчера успел указать вам, мышечная ткань в различных ее видах и разновидностях первоначально обладает теми свойствами, которые характерны для самых примитивных сократительных тканей, и в первую очередь — способностью сокращаться под влиянием массы действующих химических раздражителей. Эти сокращения могут быть очень различными. Иногда они носят характер одиночных, отдельных сокращений, более или менее затяжных; иногда — характер сокращений отдельных мышечных волокон, не синхронизированных и потому дающих картину фибрилляций; иногда эти отдельные сокращения ритмически повторяются и становятся синхронизированными, тогда мы получаем правильную ритмику, как это имеет место в случае сердечной мышцы; иногда эти сокращения могут иметь характер длительного тонического сокращения, временами ослабевающего, временами усиливающегося и, таким образом, тоже обладающего известной ритмикой, правда, протекающей в очень медленном темпе, с очень длинным периодом.

Общая физиология мышечной ткани до недавнего времени считала наклонность к автоматизму свойством только некоторых видов мышечной ткани. И действительно, если вы берете нормальных взрослых высокоорганизованных позвоночных животных, то у них такой автоматизм мы видим только в некоторых видах мышечной ткани, например в сердце. Но при этом, как вы знаете, в сердечном приборе автоматизм справедливо приписывают только определенным, так называемым атипическим видам мышечной ткани, которая собрана в виде узла. В лягушачьем сердце имеется такой узел. В сущности, это даже не узел, а вся стенка предсердия в том месте, где объединились крупные вены, чтобы впасть в предсердие. Вот этот участок мышечной ткани обладает автоматизмом, особенно сильно выраженным. Он приходит в ритмическое возбуждение, и это ритмическое возбуждение передается мускулатуре предсердия и желудочка, которая сама по себе практически лишена автоматизма.

Гладкая мускулатура отдельных органов обладает более или менее резко выраженным автоматизмом. Можно наблюдать периодические сокращения матки, периодические сокращения мочевого пузыря, периодические сокращения всей кишечной трубки. Эти сокращения не одинаковы и зависят от того, с каким органом вы имеете дело. Автоматическая деятельность одних органов может обладать частым ритмом, других — редким. А со стороны нервов осуществляется регулирующее влияние, которое выражается в том, что эта автоматическая деятельность становится более учащенной или более замедленной, или даже временно совсем приостанавливается.

В скелетной мускулатуре в обычных, нормальных условиях мы никакого автоматизма нигде не видим. Подавляющее число поперечнополосатых мышц млекопитающих животных свободно от влияния местных химических раздражителей. Но у беспозвоночных, у холоднокровных довольно большое количество мышечных волокон сохранило способность реагировать на такие химические раздражители, как ацетилхолин — раздражитель, возникающий нормально в живом организме и имеющий известное физиологическое значение.

Я указал вам вчера, что если мы перережем двигательный нерв, то денервированная мышца через некоторое время приобретает способность реагировать сокращениями на местное применение ацетилхолина. При этом, если дается возможность для регенерации, для функциональной реституции моторного нерва, то спустя 40—50 дней нерв приобретает снова свою способность воздействовать на мышцу. Эта реституция показывает два раздельных момента: сначала тормозящее влияние моторного нерва на химическую возбудимость мышцы к ацетилхолину, а затем способность нерва вызывать мышечные сокращения.

Следовательно, то, что мы считаем одним из проявлений трофического влияния моторного нерва на скелетную мышцу, нужно рассматривать как регуляторный процесс в период развития мышечной ткани — процесс, выражающийся в таком изменении функционального состояния, функциональных свойств поперечнополосатой мышечной ткани, что она перестает реагировать на химические местно действующие раздражители (в частности на ацетилхолин), а затем уже начинает подчиняться моторному нерву.

Это изменение, которое может носить обратимый характер, является для нас чрезвычайно важным как в теоретическом, так и в практическом отношении. Возьмем сначала теоретическую сторону. Мы видим в данном случае одно из проявлений так называемой интегрирующей деятельности нервной системы. Центральная нервная система с помощью периферических нервов подчиняет своему влиянию огромное количество мышечных волокон и таким образом становится истинным хозяином положения. Только через центральную нервную систему, только через ее отростки в виде тех или иных моторных нервов осуществляются сокращения мышечной ткани и, следовательно, может осуществляться очень тонкая координация, подгонка мышечной работы к строго определенным условиям, в строго определенном порядке, с выбором тех или иных мышц, а не с суммарным сокращением всех мышц.



Само собой понятно, что если бы химические агенты, циркулирующие в крови, свободно действовали на поперечнополосатую мускулатуру, то она вся приходила бы суммарно иногда в скращение, иногда в расслабление и сокращения эти носили бы характер, который свойствен ацетилхолиновым сокращениям, носили бы характер затяжных, тонических сокращений, чего в действительности нет.

Но оказывается все-таки, если перебрать всю мускулатуру высших позвоночных животных, а в ряде случаев и человека, то среди огромной массы отдельных мышечных пучков выделяются отдельные мышечные волокна, иногда собранные в специальные мышцы, которые эти старые свойства низших представителей мышечной ткани сохранили. К числу их относятся наружные мышцы глаза — четыре прямые и две косые мышцы, которые управляют положением глазных яблок, создают нормальное использование глазных яблок для конфигурации диафрагмы, меняют положение глазных яблок и обеспечивают нам правильное бинокулярное зрение. Оказывается, что эти мышцы представляют собой такую переходную форму, которая сохранила еще способность отвечать на ацетилхолин тоническими сокращениями, и очень может быть, что длительный, постоянный тонус, который эти мышцы должны обнаруживать, поддерживается благодаря этой особенности мышечных волокон.

Но наряду с этим мышцы эти уже подчинены двигательным нервам. Они управляются n. oculomotorius, n. abducens, n. cochlearis, как настоящими моторными нервами, и на фоне постоянного тонического напряжения происходят уже отдельные сокращения, которые приспосабливают в каждый данный момент положение глазных яблок к соответствующим требованиям.

Если мы теперь обратимся к сравнительной физиологии уже не внутри одного организма, а возьмем всю мускулатуру, которая представлена в животном царстве, то мы найдем там огромное разнообразие мышц, из которых одни достигли совершенства (поперечнополосатые мышцы высших позвоночных животных, млекопитающих), а другие сохранили самые примитивные свойства, причем тут мы располагаем в ряд не только поперечнополосатые, но и сердечные мышцы с их различными представителями и различные виды гладкой мускулатуры. Получается сплошная лестница, сплошная шкала, на одном конце которой окажутся мышцы, не реагирующие ни на какие химические раздражители, — это наиболее прогрессивные, наиболее далеко ушедшие в своем эволюционном процессе мышечные волокна, а затем будут располагаться и такие, которые реагируют на три, четыре, пять химических раздражителей, причем в первую очередь на такие раздражители, которые в нашем организме играют роль медиаторов.

Сейчас принято делить волокна на холинэргические и адренэргические, т. е. на волокна, у которых медиаторами в передаче возбуждения с нерва на мышцу является ацетилхолин или ацетилхолиноподобные вещества, и на волокна, у которых медиатором является адреналин или адреналиноподобные вещества. Оказывается, что на ранней стадии развития этой разницы не существует, — адреналин и ацетилхолин действуют одинаково. Кураре, который у высокоразвитых мышц выключает передачу возбуждения с нерва на мышцу, на мышцы, филогенетически менее зрелые, действует как химический раздражитель, вызывает сокращения такой мышечной ткани.

Особенно интересна мускулатура насекомых. Как вы знаете, насекомые являются классом, в котором имеется наибольшее число видов, а каждый вид богат огромным количеством представителей. В процессе эволюции животного мира произошла дивергенция, в результате которой возникли две совершенно самостоятельные филетические линии: беспозвоночные и позвоночные животные. Насекомые представляют собой наивысшую ступень развития беспозвоночных. Но несмотря на то, что они развивались по иным путям, чем развиваются позвоночные животные, несмотря на огромное различие этих филетических линий, между

ними все-таки выступает очень много черт, которые оказываются общими и обязательными для всего животного мира.

Обратимся к мускулатуре. Мускулатура подавляющего большинства беспозвоночных животных очень резко отличается от мускулатуры позвоночных и по структуре, и по функциональным своим особенностям, и по характеру иннервации. А вот у насекомых мы находим, что их локомоторная мускулатура, т. е. те мышцы, которые обеспечивают, например, прыжки кузнечика и саранчи и входят в состав задней пары конечностей, представляют собой прекрасно организованную, гистологически совершенно сходную с нашей поперечнополосатой мускулатуру. Она иннервируется из сегментарных ганглиев.

Оказывается, что на насекомых можно повторить тот эксперимент, который был проделан на позвоночных животных. Вы помните, что мышечные пучки конечностей насекомых находятся в хитиновой трубочке; так вот, если надрезать эту хитиновую оболочку, сделать в этом хитиновом скелете окошечки и затем погружать лапки насекомых в раствор ацетилхолина или какого-нибудь другого химического раздражителя, то поперечнополосатая мускулатура взрослых, вполне развитых насекомых, не сокращается под влиянием ацетилхолина, во всяком случае у тех видов, которые были исследованы (различные жуки, различные представители саранчовых). Но если вырезать у насекомых нервный ганглий или перерезать нервный пучок, который идет от этого ганглия, то поперечнополосатые мышцы начинают отвечать сокращениями на ацетилхолин, на пилокарпин, на ареколин и другие яды, т. е. повторяется та же картина, что и у высокоорганизованных животных.

Здесь интересно еще одно обстоятельство. Благодаря тому, что насекомые проходят несколько стадий развития — личиночную стадию, стадию гусеницы, куколки и, наконец, стадию окончательного развития — вы имеете возможность у одного и того же вида изучать его мышечную ткань на различных этапах этого сложного онтогенетического развития. Оказывается, что имаго — взрослое животное — имеет мускулатуру, не сокращающуюся в ответ на действие химических ядов, а мускулатура гусеницы (т. е. мускулатура предшествующей стадии развития насекомого) сокращается в ответ на ацетилхолин.

Тут получается очень разнообразная, чрезвычайно интересная картина, дающая даже больше впечатлений, чем мускулатура позвоночных животных, потому что вы имеете здесь, — очевидно, в зависимости от старости, от древности вида, от длительности предшествующего процесса его развития, — различные ступени подчинения мышечной ткани нервному прибору. Это выражается в том, что после удаления ганглия у взрослых форм вы в одних случаях получаете реакцию на ацетилхолин только через 8 суток, а в других — через сутки или даже менее.

Интересно и то, что в одних случаях вы на ацетилхолин получаете только простые тонические сокращения, а в других — ритмические сокращения. Вы можете получить правильную ритмику под влиянием адреналина, так что эти мышцы начинают вести себя совершенно так же, как сердечная мышца позвоночных животных, и можете видеть длительные тонические сокращения. Одним словом, вся картина превращения мышечной ткани, перехода ее от простых тонических сокращений к автоматизированной ритмике, от автоматизированой ритмики к подчинению моторному нерву проходит на ваших глазах.

Я уже говорил вам, что и в мускулатуре позвоночных животных мы находим целый ряд таких представителей мышечной ткани, у которых этот двоякий вид реакции еще до сих пор сохранился; что те мышцы,

которые реагируют на ацетилхолин, реагируют и на раздражение заднекорешковых волокон, очевидно, холинэргических. Как пример я привел вам вчера мочевой пузырь лягушки, где и задние корешки, и передние корешки вызывают двигательную реакцию, но движения эти не совсем одинаковы. Передние корешки дают сравнительно быстрые и высокие сокращения с коротким латентным периодом, тогда как заднекорешковые волокна дают сокращения с длительным латентным периодом, медленно развивающиеся, очень затяжные и обычно небольшой высоты. Дальше я указал вам, что между этими двумя нервными влияниями существует как бы известный антагонизм. Так, если мы длительно раздражаем передние корешки, т. е. настоящие моторные волокна для мочевого пузыря, то после этого на некоторое время оказываются задержанными влияния задних корешков.

Я думаю, что эти данные должны иметь большое значение для понимания некоторых форм мышечных расстройств, с которыми знакомит нас нервная клиника. Есть заболевание мышечной ткани, при котором мышечные сокращения приобретают автоматический характер в том смысле, что они становятся сильно затяжными — сократившаяся мышца трудно расслабляется, впадая при каждом сокращении как бы в контрактуру. Болезнь эта называется миотонией. Вполне естественно думать, что это не есть приобретенная болезнь. Насколько я знаю, эта болезнь обнаруживается уже в раннем возрасте и до сих пор считается не поддающейся лечению. По всей вероятности, она является следствием отсталого, не вполне завершившегося развития мышечной ткани, потому что мышцы миотоников характеризуются как раз теми особенностями, которые отличают тоническую мускулатуру лягушки от ее нетонической мускулатуры; они приблизительно сходны по своему поведению с глазными мышцами позвоночных животных.

Если представить себе исторический путь развития мышечной ткани, то можно думать, что как у одних классов животных мускулатура «застревает» на более раннем, чем у других, этапе развития, и среди огромного числа представителей человечества могут попадаться индивидуумы, сравнительно отсталые в отношении развития мышечных функций.

И если мы сейчас благодаря систематическому изучению этого вопроса узнаем, каким способом, какими агентами можно вызвать прогресс, дальнейшее продвижение и изменение функциональных свойств, то в дальнейшем этими воздействиями можно будет оказывать влияние на эти миотонические мышцы и помочь им если не проделать дальнейший этап развития, то во всяком случае так изменить характер сокращений, чтобы они не мешали человеку существовать. Это, так сказать, из мира медицинских фантазий, но фантазий, уже близких к осуществлению.

Для того чтобы закончить вопрос о трофическом влиянии нервной системы на мышечную ткань, я должен обратить ваше внимание еще на другую сторону дела. Мы хорошо знаем, что различные виды мышечной ткани, обладающей автоматизмом, имеют, однако, регулирующее влияние со стороны вегетативной нервной системы, в частности наш сердечный прибор. Сокращения сердца происходят автоматически под влиянием местно действующей среды, но со стороны блуждающего и симпатического нервов они испытывают два противоположного рода влияния: волокна симпатической системы учащают и усиливают сердечные сокращения, волокна блуждающих нервов замедляют и ослабляют. Если ближе анализировать влияние этих нервов, то оказывается, что они изменяют все основные функциональные свойства сердечной мышцы. Под влиянием раздражения симпатикуса происходит укорочение рефрактор-

ной фазы, происходит известное ускорение передачи возбуждения, сокращения становятся более сильными; под влиянием блуждающего нерва происходит удлинение рефракторной фазы. Меняется и хронаксия: под влиянием симпатикуса она укорачивается, под влиянием блуждающего нерва — удлиняется.

Если изучать физические свойства сердечной мускулатуры, то такое физическое свойство, как электропроводность мышечной ткани, т. е. способность ее пропускать через себя электрический ток и способность оказывать сопротивление прохождению электрического тока, резко меняется. Причем под влиянием этих двух нервов меняются все виды сопротивления мышечной ткани прохождению электрического тока. Под влиянием n. vagus и n. sympaticus эти основные свойства электропроводности меняются в противоположных направлениях. Все это дало нам основание думать, что, может быть, и в скелетной мускулатуре нужно допустить существование подобного же рода регулирующих воздействий, и мы перенесли те приемы исследования, которые применяли в отношении сердечной мышцы, на скелетную мускулатуру. Значит, мы сделали допущение, что отличие скелетной мускулатуры от мускулатуры сердца заключается в том, что скелетная мышца потеряла способность к автоматизму. Это действительно так и есть. Скелетная мышца потеряла способность к автоматизму под влиянием моторного нерва. У сердца такого моторного нерва нет, сердце сохранило автоматизм, но имеет регулирующую иннервацию.

Было естествено предположить, что и там, где мышца сокращается под влиянием моторного нерва, может наряду с этим существовать регулирующая иннервация, которая будет менять функциональные свойства мышцы и делать ее более или менее податливой на импульсы, исходящие из двигательного нерва.

Когда в такой форме поставили вопрос, был получен целый ряд подтверждающих фактов. Надо сказать, что еще до того, как мы приступили к этим исследованиям, в морфологической литературе появились указания, что поперечнополосатые мышцы обладают двоякого рода иннервацией. Наряду с толстыми, сильно миелинизированными моторными нервами, заканчивающимися в мышечных волокнах большими нервными бляшками, они имеют очень тонкие, слабо миелинизированные нервные волокна, тоже оканчивающиеся в мышечных волокнах маленькими бляшками. По исследованиям одних авторов, правда оспаривавшимся другими авторами, эти тонкие, или акцессорные, нервные волокна принадлежат симпатической системе. Для выяснения природы этих акцессорных волокон производились перерезки либо моторного нерва, либо симпатического компонента периферических нервов; при таких перерезках дегенерация происходила раздельно. Оказалось, что, когда перерезан моторный нерв, перерождаются толстые, основные двигательные нервы с соответствующими бляшками и сохраняются тонкие волокна и мелкие бляшки. Если, наоборот, вы выключите соответствующий симпатический узел и этим вызовете перерождение всех симпатических волокон, идущих к данной мышечной группе, то перерождаются тонкие волокна и тонкие бляшки, а толстые волокна остаются неизмененными.

Следовательно, подтвердилось утверждение некоторых морфологов, что акцессорная иннервация поперечнополосатых мышц есть симпатическая иннервация. Это придало нам известную бодрость, потому что морфологи как бы помогли нам в этом вопросе. Начался целый ряд различных исследований, направленных на выяснение роли этой акцессорной иннервации.

Подавляющее большинство авторов как в зарубежных странах, так и отчасти у нас пошло по пути допущения, что акцессорная симпатическая иннервация поперечнополосатых мышц — это иннервация, обусловливающая тонические сокращения мышц, обусловливающая мышечный тонус, а толстая моторная иннервация — это иннервация, обеспечивающая быстрые фазические сокращения мышечных волокон и, следовательно, участие мышц в фазической работе.

Мы пошли по совершенно иному пути. Мы предположили, что моторные нервы есть те нервы, которые ликвидировали мышечный автоматизм, которые подчинили поперечнополосатую мускулатуру своим влияниям, сделали ее исключительно подчиненной центральной нервной системе, и что наряду с этим может существовать симпатическая иннервация (иннервация из симпатической нервной системы), которая должна играть такую же роль, какую играет иннервация сердца, т. е. иннервация, изменяющая функциональные свойства поперечнополосатых мышц.

Таким образом, наши представления или, вернее, наши предположения о роли акцессорной иннервации поперечнополосатых мышц допускали следующие два положения. Первое: не нужно рассчитывать на какие-то двигательные эффекты со стороны симпатических волокон, ни фазических, ни тонических, никаких двигательных эффектов не должно быть, и нечего их ждать. Второе: действие моторного нерва, действие настоящего двигательного нерва может быть изменено, если ему сопутствует или если ему предшествует раздражение симпатических нервных волокон.

Мы поступили таким образом. Во время непрерывно идущей работы мышцы под влиянием двигательного нерва мы присоединяли раздражение симпатического компонента, раздражали некоторое время n. sympaticus и после этого попробовали, как действует двигательный нерв. И вот какие тут удалось получить факты. Первый бьющий в глаза факт заключался в том, что если мы заставляли мышцу лягушки проделывать длинный ряд сокращений под влиянием одиночных раздражений моторного нерва, то мышца производила одиночные сокращения. Как вы знаете, при длительном повторении одиночных ударов мышца сначала начинает разрабатываться, как говорят, дает первое сокращение умеренной силы, затем второе чуть-чуть посильней, а примерно четвертое-пятое сокращение достигает максимальной величины. Некоторое время сокращения держатся на одинаковой высоте, а потом начинают развиваться явления утомления, каждое следующее сокращение становится слабее предыдущего и постепенно работа мышцы сходит на нет. Значит, с каждым разом сокращения становятся слабее в силу развивающегося в нервно-мышечном приборе утомления. Это старый факт, который был хорошо известен с середины прошлого столетия. На фоне кривой утомления можно отметить еще и второй момент — это постепенно развивающуюся контрактуру. Значит, мышца при повторении сокращений не только все слабее и слабее сокращается, но она не полностью расслабляется. Продукты утомления, накопившиеся в мышце при ее деятельности, продукты распада как-то ведут к изменению ее физических свойств, в результате чего она все хуже и хуже расслабляется, т. е. тот грузик, который висит на мышце и который ее растягивает, оказывается уже недостаточным для того, чтобы ее растянуть до первоначальной величины.

Если вы доведете мышцы до более или менее заметной степени утомления, когда высота мышечных сокращений упадет до $^1/_3$—$^1/_4$ первоначальной величины и вместе с тем разовьется уже известная степень

контрактуры, и если вы в это время начнете раздражать пучок симпатических волокон, идущих к этой же мышце, то перед вами откроется изумительная картина. После довольно заметного латентного периода мышца начнет давать все более и более сильные сокращения и в конце концов может дойти до того, что сокращения эти будут такой же высоты, как в самом начале, т. е. может восстановиться первоначальная работоспособность мышцы. Затем происходит уменьшение контрактуры, мышца становится опять способной свободно расслабляться, и того грузика, который висел на ней, достаточно, чтобы ее растянуть до исходной величины.

Иными словами, раздражение пучка симпатических нервных волокон ведет к тому, что утомление как бы снимается с мышцы, что те моменты, которые возникли в мышце благодаря ее утомлению, устраняются и ее нормальная работоспособность восстанавливается. При этом нужно иметь в виду, что все это проделывалось на изолированном нервно-мышечном приборе, т. е. лишенном кровоснабжения. Значит, нельзя этот эффект приписать тому, что изменилось кровоснабжение, прибавилось большее количество крови, произошел приток кислорода.

Таким образом, первый и основной факт заключался в восстановлении работоспособности утомленной мышцы при раздражении симпатического компонента.

Этот опыт воспроизводился в дальнейшем в самых разнообразных вариантах. Вместо того чтобы вызывать одиночные изотонические сокращения этой мышцы, соединяли мышцу с тугой пружиной и по степени искривленности этой пружины судили о том максимальном напряжении, которое мышца может развить, о том, какой максимальный груз она может поднять. Оказывается, что и в этом отношении симпатический нерв очень существенно влияет на мышцу.

Если до раздражения симпатического нерва мышца в состоянии поднять только какие-нибудь 100 г, то после раздражения этого нерва она поднимает 300 и 400 г.

Эти классические исследования, как известно, проделал у нас в лаборатории А. Г. Гинецинский.

Дальше оказалось, что эти эффекты можно вызвать, раздражая симпатический компонент не электрическим током, а иначе. На изолированной мышце, сохранившей свою связь с центральной нервной системой только за счет симпатических волокон, А. Г. Гинецинскому удалось воспроизвести кривую освобождения мышцы от утомления после введения животному стрихнина.

Другие сотрудники, опять-таки на препарате, где связь мышцы с центральной нервной системой осуществлялась только за счет симпатических волокон, показали, что можно и рефлекторно вызвать изменения в состоянии мышцы, выражающиеся в том, что мышца освобождается от утомления.

Надо было эти явления, конечно, расшифровать и выяснить, что же при этом происходит в мышце. Оказалось, что под влиянием предшествующего раздражения симпатического нерва меняется порог возбуждения для двигательного нерва, причем он может меняться и в ту и в другую сторону. Так, В. В. Стрельцов показал, что наступают очень резкие изменения порогов, причем примерно в 25% случаев у него получалось повышение порога, в остальных случаях — его понижение, т. е. понижение или повышение чувствительности.

Затем установили, что под влиянием раздражения симпатического нерва хронаксия мышцы и хронаксия двигательного нерва меняются,

в большинстве случаев укорачиваются; что такие же изменения порога и хронаксии можно вызвать, если раздражать спинной мозг, при связи мышцы с ним только через симпатический компонент; что эти же изменения хронаксии можно вызвать, если раздражать таламическую область мозга, из которой берут начало все симпатические пути.

Была проделана и такая модификация опыта, при которой лягушку сажали в барокамеру, снижали парциальное давление кислорода и наблюдали, как под влиянием развивающейся аноксии возбуждались центральные образования и наступали изменения хронаксии мышц, хотя они были связаны с этими образованиями только через симпатикус.

Одним словом, всевозможными путями было показано, что элементарные функциональные свойства возбудимости мышцы резко изменяются под влиянием симпатических волокон.

Мы предложили назвать это влияние симпатических волокон на нервно-мышечный прибор адаптационным влиянием — от слова «адаптация», подразумевая под этим, что происходит как бы изменение возбудимости, переустановка возбудимости, установка ее на новый, более высокий или более низкий уровень. Сравнили мы это с тем, что имеет место в нашем зрительном приборе, который переустанавливается на видение при больших или при малых интенсивностях освещения.

В первое время я не решался еще говорить о трофическом влиянии симпатических нервов, потому что в руках у нас были факты, свидетельствующие только о влиянии на функциональные свойства. Чтобы говорить о трофическом влиянии, нужно было бы иметь доказательства того, что происходят изменения химических процессов, протекающих в мышечной ткани, количественные или качественные, что происходят изменения физических свойств в мышце.

Поиски этих доказательств привели к положительным результатам. Под влиянием раздражения симпатической нервной системы К. И. Кунстман получила повышение теплопроизводства в мышце раньше, чем наступило видимое сокращение. Значит, или за счет очень мелких, недоступных наблюдению и регистрации мышечных сокращений, или даже без мышечных сокращений происходили какие-то химические процессы, которые дали теплообразование. Затем оказалось, что изменяется и соотношение между механической работой, между напряжением, которое мышца развивает, и теплопроизводством.

Далее методом метиленовой сини и прямым определением количества поглощенного кислорода удалось показать, что изменяется и потребление кислорода. Под влиянием раздражения симпатического нерва увеличивается потребление мышцей кислорода, хотя мышца при этом никаких сокращений не производит.

Затем А. В. Лебединский и Н. И. Михельсон обнаружили, что меняются упруго-вязкие свойства мышцы, а А. В. Лебединский в своей другой работе показал, что электропроводность поперечнополосатой мышцы резко изменяется под влиянием раздражения симпатического нерва.

Е. М. Крепс с группой сотрудников обнаружил, что при раздражении симпатического нерва происходит изменение буферных свойств в мышце. Это значит, что меняется количество тех материалов, которые обеспечивают удержание нейтральной реакции в мышце или той нормальной щелочной реакции, которая мышце свойственна. Вы знаете, что при работе мышцы образуется огромное количество молочной кислоты и еще целый ряд других кислот: фосфорные соединения претерпевают изменения и освобождаются кислые продукты. Если бы мышца была оставлена под влиянием этих веществ, то она не только очень скоро

должна была бы выйти из строя, но там произошло бы свертывание белков и все, что угодно. От этого мышцу защищает наличие известного запаса буферных веществ, которые удерживают реакцию на каком-то постоянном, близком к исходному уровне, помогают мышце удерживать свою нормальную реакцию и, следовательно, сохранять нормальную способность функционировать.

Оказалось, что под влиянием раздражения симпатического нерва забуференность мышцы меняется, увеличивается, причем происходят известные изменения в скорости протекания химических реакций и вдобавок к одним буферным материалам прибавляются буферные материалы иного порядка, которые изменяют состояние борьбы мышцы с кислыми продуктами.

Итак, были непосредственно доказаны и физические изменения в мышце — изменения электропроводности, упруго-вязких свойств, и изменения химические — повышение потребления кислорода, повышение теплообразования, изменения в содержании буферных веществ, изменения характера буферных веществ, активно действующих в каждый данный момент.

Все это было уже прямым доказательством трофического влияния симпатического нерва на поперечнополосатые мышцы. Поэтому мы уже позволили себе употреблять выражение «адаптационно-трофическое влияние» симпатической нервной системы на поперечнополосатые мышцы. Словами «адаптационное влияние» мы подчеркиваем влияние на функциональные свойства, а словами «трофическое влияние» — на физическое состояние и на протекание химических процессов.

Таким образом, учение о трофической иннервации из области патологии оказалось перенесенным в область чистой физиологии, потому что речь тут идет не о каких-то патологических процессах, а о постоянном участии симпатической нервной системы в тех физиологических отправлениях, которые совершает мышца под влиянием двигательного нерва. Это есть постоянная регуляция мышечной работы, но выражающаяся не в том, происходит или не происходит сокращение, а в том, чтобы создать оптимальные условия для этого сокращения, это какой-то хозяйственный аппарат, который помогает командиру — моторному нерву — использовать мышечную ткань.

Когда мы углубились в анализ этих явлений, то оказалось, что влияния симпатических волокон распространяются и на мышечные волокна, и на волокна самого двигательного нерва. Сами нервные волокна меняют свои функциональные свойства, изменяется и порог возбудимости, и хронаксия самого двигательного нерва, следовательно оказывается влияние на периферические нейроны.

После этого было уже естественно посмотреть, не влияет ли симпатикус и на другие нервные образования. Мы знали из гистологии, что во всех рецепторах, во всех чувствительных аппаратах нашего тела, которые воспринимают те или иные формы внешних раздражений и посылают потом импульсы по афферентным волокнам к центральной нервной системе, имеются двоякого рода нервные приборы. От каждого рецептора идет более или менее толстое, сильно миелинизированное мякотное волокно, которое рассматривается, как афферентное волокно; оно является отростком клетки, сидящей в спинальном ганглии или в соответствующих ганглиях черепных нервов. Но, кроме того, в подавляющем большинстве рецепторов гистологами, в частности гистологами нашей Казанской школы, были описаны тонкие волокна, или очень слабо миелинизированные, или совсем не имеющие миелиновой обкладки, безмя-

котные, которые в виде спирали окружают чувствительное волокно, подбираются к рецептору и тоже проникают в рецепторный аппарат. В некоторых случаях их дальнейшая судьба не прослежена, а в некоторых случаях видно, что они непосредственно примыкают к тем клеточным образованиям, из которых построен рецептор, или даже внедряются в толщу самих клеток.

Следовательно, эти волокна составляют какой-то акцессорный аппарат. Так как большое число таких акцессорных волокон было описано казанским гистологом Д. А. Тимофеевым, то они даже получили название «тимофеевские волокна». Целый ряд таких же акцессорных аппаратов был описан и другими авторами.

Исходя из этого факта, а также из тех хорошо известных физиологических фактов, о которых я уже говорил вам во всех предыдущих лекциях (что рецепторы могут менять свою возбудимость, могут адаптироваться к раздражителю, что в них существует известная способность под влиянием раздражителей гасить свою возбудимость или, наоборот, ее сенсибилизировать), мы сделали предположение, что эти акцессорные волокна в рецепторе тоже, вероятно, играют адаптационно-трофическую роль. Что, может быть, они и являются регуляторами возбудимости периферических рецепторов, что они могут настраивать рецепторы на ту или иную степень возбудимости, на ту или иную степень податливости по отношению к падающим извне раздражениям.

Для того чтобы утвердиться в нашем предположении, нужно было, во-первых, убедиться в том, что эти акцессорные нервы рецепторов принадлежат к симпатической нервной системе, и, во вторых, твердо установить, в чем их значение.

Проверка принадлежности к симпатической нервной системе была проделана доктором Е. Т. Юрьевой. Мы избрали рецепторы слизистой оболочки языка и у одной собаки перерезали n. lingualis, который иннервирует эту область слизистой оболочки, а у другой собаки удалили верхний шейный узел симпатической нервной системы, посылающий симпатические волокна к этой области. И вот при самом тщательном исследовании рецепторного прибора в слизистой оболочке оказалось, что там, где был удален верхний шейный симпатический узел, остались толстые волокна, связанные с рецепторами, и не было уже никакого следа тонких акцессорных волокон, а там, где был перерезан n. lingualis, но сохранялся верхний шейный симпатический узел, там, напротив, толстые афферентные волокна оказались распавшимися, дегенерировавшими, а тонкие акцессорные волокна остались совершенно неизмененными.

Из этого можно было сделать вывод, что по крайней мере для рецепторов слизистой оболочки языка собаки акцессорная иннервация является совершенно отдельной, не связанной с афферентным волокном и принадлежащей к симпатической системе.

Укрепленные этими анатомическими предпосылками, мы занялись вопросом о выяснении влияния симпатических нервов, симпатических волокон на состояние рецепторов. В настоящее время мы можем представить себе следующее.

На основании опытов с рефлекторными реакциями, которые возникают с тех или иных областей тела как у холоднокровных, так и у теплокровных животных, мы убедились в том, что после удаления симпатической иннервации на одной стороне тела происходят очень резкие сдвиги — все эти реакции начинают протекать иначе, чем в норме. Мы совершенно категорически можем сказать, что ни один вид чувствительности не проводится по симпатическим волокнам, все они прово-

дятся по заднекорешковым волокнам, но реакция той области тела, которая потеряла симпатическую иннервацию, оказывается резко отличной от нормы. Это отличие заключается в том, что пороги возбудимости оказываются чрезвычайно непостоянными. В то время как у нормального животного и на контрольной стороне у оперированного животного наблюдается очень узкий диапазон колебаний порогов (пороги хотя и скачут немного от момента к моменту, но в очень узких пределах), на симпатэктомированной стороне диапазон скачков чрезвычайно широк. В одном и том же опыте порог может быть очень высоким, а через несколько минут он становится очень низким. Под влиянием каких-то изменений, происходящих в окружающей среде, или под влиянием изменений, происходящих внутри организма, связанных с обменом веществ или с деятельностью центральной нервной системы, пороги меняются, возбудимость меняется. А при наличии симпатической иннервации на рецепторы как бы надеты какие-то вожжи, которые не позволяют этим порогам изменяться слишком резко. Симпатическая система стабилизирует возбудимость рецепторов.

Дальше перешли к оценке роли симпатической иннервации у человека. Это делалось сначала не у нас, а в лаборатории Н. И. Гращенкова, в Москве. Оказалось, что у людей, которым по той или иной причине удалили верхний шейный симпатический узел, резко меняется отношение к действующим раздражителям. Многие хирурги считают нужным при тех или иных заболеваниях производить эту операцию. Насколько это правильно — не мое дело судить; в известных случаях, вероятно, правильно.

Итак, у этих больных исследовалось состояние чувствительности на обеих сторонах лица. Оказалось, что после симпатэктомии резко меняются пороги раздражения. Кроме того, — что особенно интересно, — оказалось, что болевая чувствительность не проявляет достаточной способности к адаптации. В то время как на нормальной, контрольной стороне булавочный укол чувствуется только в момент укола и ощущение боли очень быстро угасает, на симпатэктомированной стороне боль длится все время, пока приложена булавка. Значит, происходит прежде всего замедление адаптации к болевым раздражителям.

Затем уже с помощью строго объективных методов, при помощи осциллографов, велось наблюдение над состоянием рецепторов и над их способностью давать серию импульсов при тех или иных раздражениях. Сначала в лаборатории Н. И. Гращенкова в Москве на болевых рецепторах, а потом у нас в лаборатории на проприоцептивных рецепторах было показано, что если пораздражать симпатический нерв, то рецептор начинает давать импульсы в иных, новых ритмах — или более длинными, или более укороченными сериями, т. е. было найдено, что, действительно, n. sympaticus представляет собой аппарат, который регулирует возбудимость и работоспособность периферических рецепторов и определяет их характер, их функционирование.

При изучении рефлекторных реакций мы натолкнулись еще на один чрезвычайно важный факт, который позволил нам сделать очень широкие и очень важные выводы. Велось наблюдение над временем рефлекторной реакции. Уже издавна, с середины прошлого столетия, установился такой прием — оценивать рефлекторную деятельность лягушек по методу Тюрка, который до сих пор фигурирует во всех учебниках физиологии.

Опыт показал, что при раздражении симпатического нерва происходит изменение времени рефлекса по Тюрку. Мы делали это для того,

чтобы судить о состоянии рецепторов, но оказалось, что это влияние может быть не только односторонним, но и двухсторонним. Таким образом, нужно было признать влияние симпатического нерва на спинной мозг.

ЛЕКЦИЯ V

В прошлый раз мы остановились на рассмотрении вопроса о влиянии симпатической нервной системы на рецепторные аппараты и на центральную нервную систему.

В свое время наш известный физиолог, как мы его называем — отец русской физиологии, И. М. Сеченов использовал прием определения времени рефлекса по Тюрку для того, чтобы показать влияние межуточного мозга, области thalamus opticus на спинальные рефлексы.

Оказалось, что если вы подберете такую концентрацию кислоты, при которой лягушка вытаскивает свои лапки примерно через 10—12 сек., и затем наложите кристалл каменной соли на область thalamus opticus (на зрительные чертоги), то сразу же после этого наступает резкое замедление рефлексов — лягушка начинает вытаскивать свои лапки уже не через 10—12 сек., а через 70, 80 и 90 сек., а иногда и совсем не вытаскивает.

Из этого в свое время Сеченов вывел совершенно правильное заключение, что со стороны области зрительных чертогов осуществляется тормозящее влияние на спинальные рефлексы, удлиняется время рефлекса, а иногда рефлекс совсем задерживается.

Этим же приемом определения времени рефлекса по Тюрку пользовались и у нас в лаборатории. А. В. Тонких проводила эти опыты. Сравнивалось время рефлекса при раздражении симпатического пучка волокон после того, как волокна по rami communicantes albi вышли из спинного мозга в верхних сегментах его, вошли в состав симпатической цепочки и затем послали обратно волокна к спинальным нервам.

Мы ставили эти опыты в расчете на то, что, раздражая на одной стороне пучок симпатических волокон, мы окажем влияние на рецепторы соответствующей конечности и вызовем тем самым асимметрию в рефлекторной деятельности. А. В. Тонких произвела такого рода опыты и действительно получила резкую асимметрию рефлексов. Если была подобрана такая концентрация кислоты и состояние рефлекторного прибора было таково, что лягушка быстро вытаскивала обе лапки примерно через 10—12 сек., причем величины рефлексов с правой и левой половин были очень близки, то после раздражения симпатического ствола на одной половине тела наступало резкое замедление рефлексов на этой же стороне. На раздражаемой стороне время рефлекса было 70—80 сек., а на противоположной, контрольной стороне оно оставалось прежним — 10—12 сек.

Наоборот, если подбиралась такая слабая концентрация кислоты, что при данном состоянии возбудимости рефлекторного прибора лягушка с самого начала давала замедленную реакцию, т. е. вытаскивала лапки через 70—80 сек., то после раздражения симпатического нерва получалось укорочение времени рефлекса на раздражаемой стороне и рефлекс осуществлялся через 40, 35 и 25 сек.

Из этих данных можно было сделать вывод, подтверждающий наше предположение, что акцессорные, так называемые тимофеевские волокна для рецепторных приборов кожи лягушки действительно являются симпатическими и осуществляют как бы адаптационное влияние, меняют возбудимость рецепторов, в силу чего изменяется и время рефлекса.

Однако в этой серии опытов А. В. Тонких обнаружила еще один чрезвычайно знаменательный факт. Оказалось, что в большом числе случаев, приблизительно в половине всех случаев, раздражение симпатического ствола на одной стороне тела сопровождалось не наступлением асимметрии рефлекса, а резким изменением времени рефлекса на обеих половинах тела, т. е. опять-таки если уровень возбудимости был высокий и лягушка быстро вытаскивала лапки, то наступало замедление рефлекторной деятельности; если, напротив, рефлексы были замедлены, то раздражение симпатикуса укорачивало время рефлекса не только на раздражаемой стороне, а на обеих сторонах.

Из этого был сделан соответствующий вывод, который заключался в том, что, очевидно, раздражение симпатического нерва вызывает эти адаптационные сдвиги за счет влияния на ту часть рефлекторной дуги, которая является общей для правой и левой половин тела, а такой общей частью является спинной мозг.

Следовательно, пришлось признать, что, очевидно, какая-то часть ветвей симпатического нерва, идущих уже от симпатических ганглиев (постганглионарные волокна), направляется на периферию к рецепторам, а часть возвращается, вступает в спинномозговой канал и каким-то образом влияет на спинной мозг. Как осуществляется это влияние — воздействием ли на мозговую оболочку или непосредственно на клеточные образования спинного мозга, — мы этого точно сказать сейчас еще не можем, но во всяком случае ясно, что сам спинной мозг подвержен влиянию симпатической иннервации и под этим влиянием резко изменяет свои функциональные свойства.

Отсюда один шаг к тому, чтобы посмотреть, каков же механизм того торможения спинальных рефлексов, который Сеченов получил со стороны зрительных чертогов, со стороны межуточного мозга.

Естественно было предположить, что сеченовское торможение осуществляется через посредство симпатической нервной системы. Надо сказать, что у самого И. М. Сеченова на этот счет были некоторые колебания и он несколько различно толковал механизм этого торможения, в зависимости от того, какие у него накапливались новые факты.

Именно, ему удалось показать, что, накладывая кристаллы каменной соли на межуточный мозг, можно не только тормозить спинальные рефлексы, но вызвать еще ряд других эффектов. Он обратил внимание, что при этом очень часто наступает остановка сердца, а в некоторых случаях учащение сердечной деятельности.

Под руководством Сеченова работала одна из первых женщин-врачей нашей страны, д-р П. В. Суслова. Суслова установила, что при накладывании кристалла каменной соли на межуточный мозг происходит остановка деятельности четырех лимфатических сердец лягушки. В лимфатической системе лягушки имеются четыре сердца, расположенные попарно в плечевом и в тазовом поясах. Эти лимфатические сердца — органы поперечнополосатой мускулатуры. Они ритмически сокращаются, причем ритмика обусловлена не периферическим автоматизмом, как в случае кровяного сердца, а автоматизмом центральным. Если перерезать нервные связи между спинным мозгом и лимфатическими сердцами, то биение их прекращается. Следовательно, ритмика эта обусловлена какими-то ритмическими возбуждениями в спинном мозгу, которые по нервным волокнам передаются лимфатическим сердцам и заставляют их ритмически сокращаться.

Оказалось, что когда вы накладываете кристалл каменной соли на межуточный мозг, то, с одной стороны, происходит замедление рефлек-

торных ответов, торможение спинальных рефлексов, и, значит, осуществляется влияние на определенную анимальную функцию организма, а с другой — изменение сердечной деятельности, выражающееся то ее замедлением, то остановкой или учащением, а в случае лимфатических сердец — торможением, остановкой.

Когда Сеченов впервые натолкнулся на торможение спинальных рефлексов, он высказал предположение, что в зрительном чертоге (в межуточном мозгу) имеются специальные тормозящие центры рефлекторной деятельности. Центры эти осуществляют свое влияние интрацентральным путем, т. е. воздействуют на рефлексы через спинной мозг.

После того, как был обнаружен факт торможения деятельности кровяных и лимфатических сердец, Сеченов предположил, что, очевидно, это действие осуществляется через симпатическую нервную систему и должно, следовательно, носить характер вегетативного влияния. Он предположил также, что, может быть, и торможение спинальных рефлексов осуществляется с участием симпатической нервной системы, но это было высказано им почти вскользь, без большого упора на этот факт. Ему важно было тогда доказать, что торможение существует, что головной мозг оказывает тормозящее влияние. Чем большее число функций оказалось бы охваченным этим тормозным влиянием, тем достоверней было бы его предположение.

С течением времени обнаружилось, что явления торможения чрезвычайно распространены в центральной нервной системе и что ни один координированный акт не может осуществляться иначе, как в результате совместного участия и известного взаимодействия двух процессов — процесса возбуждения и процесса торможения. Все эти взаимоотношения и взаимодействия приписывали интрацентральным влияниям.

А. В. Тонких удалось показать, что классический случай торможения, впервые установленный И. М. Сеченовым, является не интрацентральным торможением, а задержкой рефлекторного акта, изменением времени проведения рефлекса за счет влияния симпатической нервной системы.

В настоящее время мы на основании целого ряда исследований, проведенных как у нас в России, так и в зарубежных странах, знаем, что, действительно, в области зрительных чертогов или, вернее, в гипоталамической области расположен основной, высший центр симпатической нервной системы.

А. В. Тонких показала, что если перерезать все rami communicantes, все соединительные веточки, по которым проходят волокна из спинного мозга в симпатическую систему и из симпатической системы обратно к спинальным нервам для распространения по различным областям тела, т. е. полностью изолировать симпатическую цепочку от спинного мозга, то наложение кристалла каменной соли на межуточный мозг уже не сопровождается сеченовским торможением.

Следовательно, пришлось признать, что сеченовское торможение есть случай воздействия на спинной мозг, на спинальные рефлексы со стороны межуточного мозга, осуществляемого посредством симпатической нервной системы. Этот факт является исключительно важным, потому что он показывает нам первый пример регуляции деятельности центрального мозгового органа с помощью вегетативной системы.

На первых порах это многим показалось очень странным: как это может быть, чтобы мозг иннервировался чем-то? Мозг есть высший центр, и вдруг его иннервирует какой-то периферический нерв. Но ничего

в этом странного нет. Наоборот, было бы в высшей степени странно, если бы отношения были иными. В вегетативной нервной системе или в симпатической нервной системе мы имеем иннервационный аппарат, который оказывает регулирующее влияние на функции всех органов, в том числе и возбудимых. Аппарат, который является до известной степени частным регулятором питания, процессов обмена, функциональных свойств, является стабилизатором, удерживающим колебания возбудимости тех или иных органов от слишком широких размахов под влиянием различных внешних толчков, придает им какую-то устойчивость. Было бы странно, если бы из этой важной регуляции был бы исключен самый важный орган нашего тела.

Действительно, ведь головной мозг, будучи центральным аппаратом управления, является вместе с тем одним из органов тела, он построен из тех же тканей, как и все другие органы, и составляет одну из частей тела. Почему же нужно думать, что самая важная часть организма, с наиболее ответственными функциями, должна быть лишена того регулирующего прибора, который обеспечивает ей наиболее благоприятные условия функционирования? Было бы просто дико это думать.

В настоящее время мы уже совершенно свыклись с этой мыслью. Как вы увидите дальше, обнаружился целый ряд фактов, который свидетельствует о том, что не только спинной мозг, но и головной мозг, и мозжечок, и решительно все отделы центральной нервной системы стоят под контролем вегетативной нервной системы. Следовательно, этот гипоталамический очаг, из которого выходят симпатические волокна, является регулятором всей мозговой деятельности, регулятором не в том смысле, что он сам командует, а в том, что он может обеспечить определенное функциональное состояние, определенные условия обмена и питания, удерживает деятельность мозга на том или ином уровне и может в известных случаях создавать сдвиги в сторону повышения или понижения остальных функциональных свойств.

Если опять-таки допустить грубое, но вместе с тем вполне правильное сравнение, то можно сказать, что, допустим, командующий какой-нибудь большой частью командует и своим финансовым отделом, и своими хозяйственными управлениями, и своими интендантами, но эти интенданты обеспечивают ему пищу, одежду, финансовые органы выплачивают ему жалованье и, следовательно, все хозяйственное снабжение распространяется и на главнокомандующего.

Вот аналог этому мы имеем и в нашей центральной нервной системе. Пусть мозг будет главнокомандующим, но из этого не следует, что он не должен питаться, что он не может иметь своего обмена веществ, что у него не образуются отбросы, которые нужно «вывозить» и убирать из спинномозгового канала. Симпатическая нервная система и является регулятором этой стороны физиологических функций и таким образом обеспечивает нормальное функционирование центрального регулирующего прибора.

Второе возражение заключалось в соображениях чисто анатомического порядка. Казалось странным, зачем при наличии очень короткого пути от таламуса к спинному мозгу волокнам нужно вылезать наружу, ложиться в симпатическую цепочку и затем возвращаться обратно к спинному мозгу. Такое возражение было сделано одним из очень крупных наших физиологов. Но тогда нужно спросить вообще: зачем нужно было нервной системе принимать такую структуру, а не иную? Мало ли, какие можно было бы начертить проекты нервной системы, исходя из человеческих представлений, можно было бы предложить целый

ряд вариантов. Но ведь природа не руководствовалась соображениями физиологов, а физиологам приходится изучать то, что есть в природе. И если вся вегетативная нервная система построена по определенному принципу — выхода волокон на периферию, создания симпатической цепочки и затем возврата волокон к тканям и органам, — то и мозг получает свои симпатические волокна тем путем, каким получают их все ткани, т. е. через rami communicantes grisei с возвратом постганглионарных волокон через спинной мозг.

Были возражения и даже обвинения в том, что эти наблюдения неправильные, так как были допущены ошибки в методике и т. д.

В настоящее время мы можем сказать, что наши факты нами самими повторены на тысячу ладов и не оставляют у нас никакого сомнения. Кроме того, сейчас целый ряд других лабораторий эти факты проверил и подтвердил. Даже те авторы, которые больше всего возражали, и возражали с помощью фактических данных, в конце концов воспроизвели все наши факты, убедились в их правильности, и в настоящее время все они считаются твердо установленными.

Чрезвычайно интересно, что нам удалось обнаружить влияние этой регулирующей адаптационно-трофической симпатической иннервации не только на спинной мозг, но и на остальные отделы центральной нервной системы.

Тут важно отметить следующие отдельные моменты. В отношении бульбарных центров в продолговатом мозгу покойным В. В. Савичем и группой работавших с ним лиц, в том числе Е. И. Сперанской и А. Н. Крестовниковым, были получены данные, свидетельствующие о том, что деятельность сосудодвигательного центра находится под контролем симпатической нервной системы, который осуществляется через верхний шейный симпатический узел. Затем А. Н. Крестовниковым было показано, что деятельность дыхательного центра находится под контролем симпатической нервной системы, что дыхательный центр может несколько изменять свою возбудимость и иначе реагировать на раздражения, приходящие со стороны различных периферических нервов.

Это же было показано у нас А. А. Михельсон в отношении рефлексов, идущих по сосудистой системе со стороны синокаротидного узла.

Особенно интересный, совершенно своеобразный случай представляют наблюдения, сделанные В. В. Стрельцовым. Стрельцов занялся изучением влияния симпатических волокон на наступление трупного окоченения в мышцах. Это относилось еще к периоду, когда мы усиленно занимались симпатической иннервацией скелетных мышц и в числе прочих процессов изучали и процесс мышечного окоченения.

Все вы знаете, что через несколько часов после смерти мышцы впадают в состояние трупного окоченения. Это своеобразный ферментный процесс, связанный с изменением мышечных белков, со свертыванием их и с переходом их в нерастворимое состояние. Мышцы при этом теряют свою возбудимость, теряют все свои функциональные свойства, они не растягиваются, теряют свои эластические свойства — это есть настоящая смерть мышц. Процесс этот наступает с различной скоростью в различных мышечных пучках. Есть мышцы, которые очень быстро окоченевают, есть мышцы, в которых окоченение наступает более медленно. На основании этого в судебной медицине устанавливают даже сроки смерти, но известно, что в каждой мышце скорость наступления окоченения колеблется в известных пределах и трупное окоченение может быть несколько ускорено или несколько замедлено в зависимости от условий, в которых содержится мышечная ткань.

Мы поставили перед собой вопрос: не зависит ли скорость наступления трупного окоченения от влияния симпатической нервной системы.

Для этого Стрельцов поступал таким образом. Животное убивалось отрезанием головы, из него выпускалась вся кровь, удалялось сердце, все внутренности иссекались, иссекался спинной мозг с отходящими от него нервами, и обе конечности подвешивались, после чего икроножные мышцы прикреплялись к специальным рычажкам, и на медленно вращающемся кимографе в течение 20—30 час. регистрировалась длина мышц. Происходила запись кривой трупного окоченения (мышцы в это время укорачиваются).

В обычных условиях трупное окоченение на симметричных мышцах (на правой и левой) протекало совершенно одинаково, с очень ничтожными расхождениями, так что практически можно было сказать, что окоченение развивается абсолютно одинаково на обеих сторонах.

Если теперь на одной стороне, сразу же после подвешивания препарата, производилось раздражение симпатического нерва, то на этой стороне трупное окоченение наступало несколько раньше; разница была сравнительно мало выраженной, но все-таки вполне отчетливой. Тогда стали пробовать сохранять головной мозг и раздражать симпатическую нервную систему путем наложения кристалла каменной соли на межуточный мозг, так же как в опытах Сеченова и в опытах Тонких со спинальными рефлексами. Для этого препараты приготовлялись таким образом. На одной стороне перерезались все симпатические волокна и моторные волокна, на другой стороне перерезались моторные волокна и оставался только симпатический ствол. Затем отрезались большие полушария головного мозга и на поперечное сечение межуточного мозга накладывался кристалл поваренной соли.

И вот тогда получалась поразительная разница. Если на контрольной стороне, там, где все нервные связи были перерезаны, трупное окоченение требовало для своего развития 16—20 час., то на стороне с сохраненной симпатической иннервацией и притом с симпатическим нервом, стоявшим под раздражающим влиянием межуточного мозга, трупное окоченение наступало через 2—2.5 часа, иногда даже в течение одного часа, т. е. развитие процесса трупного окоченения ускорялось во много раз.

Это обстоятельство является в высшей степени важным, оно совпадает со старыми наблюдениями военного времени и с наблюдениями судебных врачей. В судебной медицине было известно, что в случаях насильственной смерти, если человек подвергался нападению какого-нибудь бандита у себя в постели, то убитого находили в состоянии трупного окоченения в той самой позе, в которой он был убит. Очевидно, это окоченение наступило чрезвычайно быстро и захватило его в той последней позе, в которой он находился.

Затем, опять-таки в учебниках судебной медицины, вы можете найти описание случаев, где кавалерист в бою скачет с отрубленной головой, сидит в седле и продолжает скакать, держа в руке саблю. Это можно понять так, что человек мчался в состоянии крайней эмоции, в состоянии сильнейшего аффекта, и в это время он получил ранение головного мозга, и у него наступило мгновенное трупное окоченение.

Мы сейчас можем понять механизм этого процесса. Очевидно, в этом случае, при сильно аффективном состоянии, имеет место резкое возбуждение межуточного мозга, гипоталамических центров. Работами Кеннона показано, что в состоянии сильных аффектов имеет место общее резкое возбуждение симпатической системы и, очевидно, за счет этих

симпатических влияний наступает чрезвычайно быстрое, почти мгновенное трупное окоченение, которое позволяет человеку еще сжимать бедрами седло, хотя он сам уже мертв. Сейчас мы нашли этому объяснение в лабораторных опытах.

Почему я сейчас заговорил об опытах Стрельцова? Потому что Стрельцов попытался сделать еще такую вещь. Подготовив совершенно такой же препарат (см. стр. 566), он, вместо того чтобы накладывать на таламическую область кристалл каменной соли, стал раздражать головной конец одного из симпатических нервов. Если, допустим, на левой половине симпатическая цепочка осталась целой, а на правой она была иссечена, то головной конец этого перерезанного симпатикуса он подвергал раздражению. В этом случае оказывалось, что при раздражении головного конца симпатического нерва опять-таки получается такое же влияние, как если бы наложили кристалл каменной соли на таламическую область.

Из этого В. В. Стрельцов сделал совершенно правильный вывод, что периферический конец симпатического нерва, несущий импульсы от спинного мозга к головному, оказывает влияние на саму таламическую область, т. е. очаг, из которого выходят симпатические волокна, сам на себя своими волокнами влияет.

Гипоталамическая область — источник импульсов, идущих в симпатическую нервную систему, а симпатическая нервная система разносит эти импульсы по всем органам, включая и гипоталамус. Ничего противоестественного здесь нет, но вывод отсюда чрезвычайно важный. Раз мы знаем, что симпатическая иннервация вызывает изменение функциональных свойств центральной нервной системы и, в частности, гипоталамической области, и раз мы знаем, что влияния симпатической системы могут быть двоякого рода — в одних случаях положительные, повышающие функциональные свойства, а в других случаях отрицательные — понижающие функциональные свойства, мы можем себе представить следующую картину. В случае наступления того или иного аффективного состояния, когда есть основания думать, что межуточный мозг, в частности его гипоталамические центры, находится в состоянии крайнего возбуждения, мы можем представить себе, что по симпатическим волокнам подходят к ним импульсы и эти импульсы могут, с одной стороны, умерить это состояние возбуждения и повести к тому, что будет изжито состояние повышенной возбудимости, которое имеет место, но, с другой стороны, может быть и обратная картина.

Мы сейчас знаем, что эффекты могут суммироваться, может быть известная аккумуляция эффектов, накопление их, наслоение друг на друга, что в силу такого кольцевого влияния может быть достигнуто состояние чрезмерного повышения возбудимости вегетативных центров со всеми вытекающими отсюда последствиями. Поэтому вполне можно допустить, что в некоторых случаях чрезмерного повышения активности этих центров межуточного мозга, ведущего иногда к тому, что подавляется всякая корковая регуляция, животное может прийти в состояние исступления. Очень может быть, что именно центральные образования играют важную роль в этом механизме кольцевого возбуждения и накопления импульсов.

Тут нужно считаться еще с тем, что в этой области в непосредственном соседстве друг с другом находятся центральные образования парасимпатической системы, т. е. второго отдела вегетативной нервной системы, который в отношении целого ряда функций оказывается антагонистом. И если мы допустим воздействие симпатической системы на эту область, то можно себе представить, что таким образом может осу-

ществляться и известное установление взаимоотношений, и взаимное уравновешивание этих двух важных отделов нервной системы — симпатического и парасимпатического.

Но это только предположения, которые вытекают из бесспорно установленного факта, что симпатическая иннервация, исходящая из гипоталамуса, воздействует на все отделы центральной нервной системы, в том числе и на сам гипоталамус. А дальнейшие детали уже являются выводами, требующими своих специальных доказательств.

Последнее звено в учении о влиянии симпатической нервной системы на центральную нервную систему составляют факты, которые свидетельствуют о том, что даже кора головного мозга, осуществляющая самые высшие функции в нашем организме, в частности условнорефлекторную деятельность, все психические функции, тоже находится под контролем симпатической нервной системы.

В этом отношении у нас имеются следующие факты. У собаки сперва был выработан целый ряд условных рефлексов, а затем у нее иссекались оба верхних шейных симпатических узла. В результате этой операции вся условнорефлекторная деятельность оказалась несколько измененной, конечно, не в том смысле, чтобы выпали какие-нибудь условные рефлексы, они не выпали, потому что весь аппарат, вся дуга условных рефлексов осталась нетронутой, но функциональные свойства коры головного мозга оказались измененными.

В настоящее время, исходя из данных, полученных И. П. Павловым и его сотрудниками, мы оцениваем нервную систему собаки, именно те отделы нервной системы, которые осуществляют высшую нервную деятельность, по разным показателям — по показателям силы возбудительного процесса, по степени уравновешенности возбуждения и торможения и по подвижности нервной системы, по ее способности быстро переходить от одного состояния к другому — от возбуждения к торможению, от торможения к возбуждению, переходить от одного процесса к другому, переключаться с одной деятельности на другую.

Основные показатели — это сила процесса возбуждения и степень уравновешенности возбудительного и тормозного процессов.

И сила возбудительного процесса и степень уравновешенности его с тормозным процессом оказались резко измененными после удаления симпатических нервов. Все условные рефлексы были ослаблены, имели гораздо меньшее количественное выражение, чем в норме. В силу этого легко выступали явления торможения, и когда мы оценивали всю суммарную деятельность, то оказывалось, что перевес получался в сторону тормозных процессов — торможение отчетливо выступало в каждом случае, рефлексы тормозились гораздо легче, чем в нормальных условиях. Затем, торможение это носило затяжной характер. Очевидно, наступало и резкое изменение подвижности нервного процесса, потому что у собаки с удаленными верхними шейными узлами даже однократное применение тормозного раздражителя уже на весь день устраняло возможность вызова условных рефлексов. Вся условнорефлекторная деятельность оказывалась заторможенной, и нужно было откладывать опыт до следующего дня, для того чтобы опять получить условные рефлексы и иметь возможность работать. Следовательно, здесь получилось ослабление процесса возбуждения, усиление, углубление тормозного процесса и затягивание тормозного состояния на более длительный срок, чем в нормальных условиях.

Необходимо еще остановиться на вопросе о роли двух больших надстроек, которые как бы поставлены над стволовой и сегментарной частями центральной нервной системы — над спинным, межуточным и

средним мозгом. Это, с одной стороны, большие полушария головного мозга, именно их кора, а с другой — мозжечок.

Уже издавна сложилось такое представление, что центры, осуществляющие огромное количество функций, рефлекторных актов, и их регуляторные механизмы заложены в низших отделах центральной нервной системы, начиная со спинного, продолговатого мозга и кончая большими узлами межуточного мозга. Мы теперь можем так себе это дело представить, что за счет спинного и продолговатого мозга с отходящими от них центростремительными и центробежными нервами устанавливается связь между различными частями организма и могут осуществляться сравнительно сложные рефлекторные акты. Но в то же время низшие сегментарные рефлексы, протекающие внутри отдельных сегментов, объединяются в общую группу рефлекторных актов, а над ней доминирует еще два больших нервных механизма.

Вы знаете, что все без исключения афферентные волокна, пройдя через область таламуса, достигают коры больших полушарий и, насколько мне известно, подавляющее большинство, а может быть и все афферентные системы, кроме того, посылают свои вторые ветви — коллатерали — или прямо, или через посредство вставочных нейронов в мозжечок. Мозжечок забирает в себя огромное количество проприоцептивных волокон, получает импульсы со стороны опять-таки специализированного проприоцептивного вестибулярного аппарата, и мы на основании наших физиологических представлений можем думать, что мозжечок получает импульсы и со всех остальных афферентных систем и что все они посылают свои волокна, свои коллатерали в мозжечок. Кроме того, и из больших полушарий, и из мозжечка идут уже нисходящие волокна, которые, с одной строны, связывают эти надстроечные аппараты со всем мозговым стволом и спинным мозгом, а с другой — устанавливают связь между этими двумя надстройками.

Следовательно, нужно себе представить, что должен быть какой-то контроль или управление всеми основными рефлекторными актами и со стороны больших полушарий, и со стороны мозжечка и что должно существовать взаимодействие между большими полушариями и остальными отделами мозга (как с мозговым стволом и спинным мозгом, так и с мозжечком), а также взаимодействие мозжечка с большими полушариями и с нижележащими отделами центральной нервной системы.

Нужно иметь какое-то общее руководящее представление о том, в чем выражаются эти взаимодействия, в чем выражается контроль каждой из этих надстроек и какие выгоды получает организм от того, что существуют эти две параллельные надстройки.

В настоящее время мы можем сказать, что мозжечок представляет собой надстройку большого, универсального значения, такую надстройку, которая оказывает своеобразное влияние на все решительно отделы центральной нервной системы и через ее посредство, а, может быть, и непосредственно, на все функции живого организма.

Еще недавно было принято оценивать только одну, наиболее бьющую в глаза сторону деятельности мозжечка, именно — его отношение к моторике, к моторным актам, к выполнению тех или иных движений, тех или иных координированных сложных двигательных актов. Объяснялось это тем, что при экстирпации мозжечка, полной или частичной, сразу же наступали чрезвычайно резкие расстройства двигательного аппарата животного. Конечно, это привлекало к себе внимание исследователей и заставляло преимущественно этим вопросом и заниматься, все остальное оставалось как бы в тени.

В чем же эти двигательные расстройства заключаются?

В первые дни после экстирпации мозжечка наиболее бьет в глаза тот факт, что животное неспособно производить движения, сколько-нибудь похожие на нормальные. Оно находится сначала (в первые часы) в состоянии полной расслабленности мускулатуры, затем, уже через несколько часов, а в некоторых случаях через двое-трое суток, у него наступает обратное состояние — чрезвычайное повышение мышечного тонуса, которое удерживает его в неестественных позах, с чрезвычайным напряжением всей мышечной ткани, с резким преобладанием тонуса экстензии. Животное лежит с сильно запрокинутой головой, так что темя почти приближено к позвоночнику, передние конечности резко вытянуты, задние часто тоже бывают вытянуты, экстензированы, но иногда может получиться иное распределение — задние конечности согнуты, а передние резко вытянуты. При этом оказывается, что животное находится в полном сознании: оно реагирует на ваше приближение, на хлопанье руками или на свою кличку отвечает тем, что поворачивает голову в вашу сторону, хочет встать, но всякие попытки произвести то или иное движение, встать, переменить позу сопровождаются тем, что эти экстензорные тонические судороги резко усиливаются.

Такое состояние длится несколько суток, иногда десять-двенадцать, после чего тонус ослабевает, животное пробует встать на ноги, может поворачиваться (это при двухсторонней экстирпации) и затем начинает понемножку ходить, перемещаться с места на место, принимать пищу и т. д.

Но особенно обращает на себя внимание то, что все это время животное находится в полном общении с внешним миром. Если бы речь шла о человеке, мы сказали бы, что он находится в полном сознании. Собака реагирует на кличку, она следит за вами глазами и т. д., но моторно оказывается крайним инвалидом. Эта инвалидность в первые часы или сутки носит характер полной атонии мышц, затем происходит резкий переход в обратную сторону — сильная гипертония мышц, чрезвычайно повышенный мышечный тонус с большим преобладанием экстензоров. Дальше можно наблюдать одновременно деятельность различных групп мышц: животное лежит с экстензированными конечностями, но конечности могут быть или очень сильно абдуктированными, так что даже перекрещиваются друг с другом, или в результате резкого аддуцирования — разведенными. Так длится несколько суток, затем эти явления проходят, животное встает, начинает обнаруживать известную двигательную способность, но при этом бросаются в глаза существенные отклонения от нормальных двигательных актов.

Животное в первые дни или недели не может долго стоять на ногах, оно легко опрокидывается; вы видите при этом, что мускулатура у него чрезвычайно напряжена. Если вы ощупаете эти мышцы, вы можете обнаружить в них постоянное дрожание. Очень заметны покачивания животного; происходит качание всего тела справа налево и спереди назад; голова тоже не удерживается в каком-то постоянном положении, а обнаруживает качательные движения справа налево, часто опускается голова — животное то роняет голову, то снова поднимает ее.

Если вы окликнете животное или покажете ему пищу, заставите его сделать какое-то движение, то увидите, что оно не может начать это движение сразу. В то время как нормальное животное совершенно легко переходит от стояния к выполнению того или иного двигательного акта, безмозжечковое животное должно сделать целый ряд напряженных попыток, прежде чем начать осуществление этого двигательного акта.

Во время этих попыток (в первые недели после операции) оно очень часто даже падает; пытаясь начать движения, пытаясь ступить ногой вперед, оно валится.

Потом явления несколько ослабевают, сглаживаются, собака уже не так часто падает, но во всяком случае наблюдаются явные затруднения при переходе от неподвижного положения к выполнению двигательного акта. И наоборот, когда животное уже движется, ходит и вы хотите остановить его, подзываете к себе, оно должно изменить направление движения или остановить его — видно, что оно это тоже не может осуществить сразу, оно сначала должно еще сделать несколько лишних шагов, прежде чем остановиться. При этой внезапной остановке оно опять-таки часто валится. Резкие повороты тоже сопровождаются или полным падением, или расползанием конечностей. Одним словом, виден целый ряд затруднений.

При этом животное, очевидно, получает ряд необычных импульсов от этих неправильных движений, и вы видите, что оно применяет различные приемы для того, чтобы эти трудности обойти. Так, в первые недели при попытках ходить оно очень часто падает, и мы наблюдаем у очень многих безмозжечковых животных, что они первым делом, не вставая на ноги, подползают к стенке, потом поднимаются на ноги, прислоняются одним боком к стене и все дальнейшие движения совершают не по середине комнаты, а вдоль стены, прижавшись к ней. Это помогает им удерживаться на ногах и уменьшает число падений.

Дальше мы видим такую картину. Безмозжечковое животное не может благополучно осуществить акта еды. Если вы подставляете ему чашку с пищей, животное наклоняет голову, но не успевает еще достать мордой до пищи, как у него наступает рефлекторное отдергивание головы кверху, голова поднимается. Животное опять делает попытку взять пищу, но не успевает наклониться к чашке, как голова снова отдергивается кверху. Происходит целый ряд таких качательных движений, прежде чем животному удастся схватить кусок пищи. Иногда удается наблюдать, как животное часами не в состоянии справиться с такой чашкой пищи, потому что эти качательные движения ему мешают, в то время как нормальная собака съедает эту пищу в несколько мгновений.

Тут дело сводится к тому, что выступают на сцену резко выраженные проприоцептивные рефлексы. Нам хорошо известно, главным образом из работ Шеррингтона, что если какая-нибудь мышечная группа произвела сокращение, изменила свое напряжение, изменила свою длину, произвела перемещение костей друг около друга, вызвала пассивное натяжение антагонистических мышц, то из всей этой массы двигательного аппарата идет огромный поток импульсов в центральную нервную систему, который вызывает противоположный рефлекс: сгибание вызывает разгибательный рефлекс, наклон головы вызывает сокращение шейных мышц дорзальной стороны и отдергивание головы кверху, и наоборот. Значит, акт еды связан с такими затруднениями потому, что проприоцептивные рефлексы вступают в силу раньше времени и более резко, чем это нужно (в нормальных условиях они оказываются подавляемыми). Иногда даже можно видеть такую картину. Вы дали кусок пищи, животное сделало попытку его взять, но голова отдернулась, и после этого вы видите, что происходит целый ряд качательных движений, т. е. наклон головы вниз сопровождается подъемом головы, подъем головы сопровождается наклоном и начинается целая цепь рефлексов противоположного направления.

Если это обстоятельство изучить и еще внимательнее присмотреться к животному, то можно увидеть, что страшные затруднения в выполнении локомоторных движений, испытываемые им, тоже несут в себе элементы этого ненужного вмешательства проприоцептивных рефлексов, что рефлексы эти выражены здесь в гораздо большей степени, чем это имеет место в нормальных условиях. Животное во время ходьбы должно опустить ногу и поставить ее на пол, но не успеет оно коснуться пола ногой, как у него начинается сгибательный рефлекс и конечность снова поднимается кверху. Наоборот, экстензированная конечность пытается согнуться, но у нее начинается опять экстензорный рефлекс. Каждый элемент локомоторного акта оказывается несогласованным с другими, потому что примитивные ответные проприоцептивные рефлексы включаются не вó-время и не в нужной степени, разбивая таким образом этот согласованный локомоторный акт на целый ряд рефлексов, носящих цепной характер. Вот эта путаница рефлексов, это переплетение нужных рефлекторных актов с ненужными или несвоевременными и составляет ту характерную картину расстройства движения, которая носит название «мозжечковая атаксия». Все эти расстройства движения, ведущие к неспособности правильно выполнять локомоторный акт или вообще двигательный акт, обозначают словом «атаксия».

Когда мы более детально приступили к изучению этой атаксии, нам удалось уловить, что большое значение имеет отсутствие согласованности между отдельными элементами рефлекторных актов, которые в норме оказываются увязанными в строго определенную, правильную цепь с подавлением, с исключением целого ряда других рефлекторных актов, а здесь все они проявляются независимо от того, нужны они или не нужны. Одновременно вызываются рефлексы, которые друг другу мешают, и в результате конечность «уходит в воздух», вместо того чтобы встать на пол, и начинает проделывать ряд других ненужных движений.

Мозжечок

Вторая сторона в деятельности мозжечка — это тонус. Принято обычно говорить, что экстирпация мозжечка сопровождается понижением мышечного тонуса. Наши наблюдения на собаках и на кошках показывают, что ни в одной мышечной группе после экстирпации мозжечка понижение мышечного тонуса в буквальном смысле слова не происходит. Когда были проделаны специальные опыты с растяжением мышц у нормальных животных и у животных, лишенных мозжечка, и были определены те предельные нагрузки, которые нужны для того, чтобы растянуть мышцу, то оказалось, что для мышц безмозжечковой собаки требуются гораздо большие нагрузки, чем для нормальных мышц, и что все решительно мышцы показывают повышение, а не понижение тонуса. Но зато соотношение величин тонуса экстензорных и флексорных мышц оказывается резко нарушенным и в подавляющем большинстве случаев имеет место резкое преобладание экстензорного тонуса над флексорным.

Следовательно, мы должны говорить не о понижении тонуса, а о повышении тонуса и о неправильном его распределении. Поэтому мы склонны присоединиться к мнению тех авторов, которые говорят о дистонии, т. е. о нарушении тонуса, а не об атонии.

Это неправильное распределение тонуса охватывает определенные мышечные группы. Для нормальной локомоции, для нормального стояния чрезвычайно важно, чтобы конечности определенным образом были бы расставлены, именно — правые и левые конечности должны быть на определенном расстоянии друг от друга; определенное отноше-

ние должно установиться и между передними и задними конечностями для того, чтобы животное могло удерживать равновесие.

У безмозжечковых животных неправильное распределение тонуса наблюдается не только между экстензорами и флексорами, но еще и в отношении абдукторов и аддукторов. В течение всей жизни эти животные неспособны удерживать то нормальное состояние между правыми и левыми конечностями, которое характерно для нормального животного. При ходьбе они очень часто закидывают передние конечности за среднюю линию: правая конечность закидывается влево, левая — вправо, в другие же минуты конечности слишком широко расползаются, раскидываются наружу.

Для того чтобы удержать конечности животного в нормальном положении, нужны специальные импульсы из центральной нервной системы, позволяющие сохранять то соотношение между конечностями и туловищем, которое характерно для четвероногого животного, стоящего на ногах, а не плавающего в воде. Следовательно, требуется какая-то степень преобладания тонуса аддукторов над абдукторами. Это соотношение у безмозжечкового животного оказывается резко расстроенным: либо аддукторы преобладают, либо они недостаточно сильно напрягаются и конечности оказываются излишне абдуцированными. При этом положении, конечно, животное очень легко валится на бок, а при другом положении конечности начинают скользить по полу и животное падает и брюхом ударяется о пол. Этот последний момент животные иногда, по-видимому, сознательно используют. У наших собак (в особенности у одной, которая прожила около семи лет после экстирпации мозжечка и своим долголетием побила мировой рекорд) мы наблюдали такую картину. Собаки приспосабливались к приему пищи таким образом, что, когда им подавали чашку с едой, они сначала «распускали» свои конечности, конечности расползались, и они оказывались распластанными на полу и тогда уже медленными и осторожными движениями начинали выбирать пищу из чашки и в лежачем положении съедать ее. Если же они были голодными и сразу набрасывались на пищу, тогда появлялась описанная выше картина с отдергиванием головы от чашки, с ударами головы о пол, с разливанием пищи и т. д.

Дальше чрезвычайно важно отношение между передними и задними конечностями. В то время как нормальное животное удерживает позвоночник правильно вытянутым, с известной степенью лордозов и всех искривлений, которые полагаются данному виду, у безмозжечкового животного позвоночник изогнут дугой, передние и задние конечности слишком близко друг к другу придвинуты, а иногда даже задние конечности заезжают вперед от передних. При этом животное или валится через таз на спину, либо валится головой вперед. Эту картину приходится очень часто наблюдать, в особенности в первый месяц после экстирпации мозжечка.

Удержание головы — это тоже очень серьезный акт. Четвероногому животному приходится очень сильно напрягать определенные мышечные группы для того, чтобы на длинной шее держать голову вытянутой вперед и не дать ей валиться; значит, должно быть непрерывное напряжение определенных мышц дорзальной поверхности шеи, и недаром у этих четвероногих так сильно развиты мышечные пучки, которые удерживают тяжесть головы.

У безмозжечкового животного и эти мышцы не могут в достаточной степени друг друга уравновесить и создать нормальный тонус, который поддерживал бы голову. В результате получается, что тонус этих мышц

ослабевает, голова начинает наклоняться вперед, тогда проприоцептивный рефлекс поднимает ее. Следовательно, голова не удерживается в постоянном положении, характерном для нормального животного, а происходит качания головы. Эти качательные движения возникают в результате того, что тонус носит повышенный и неустойчивый характер, сопровождается постоянной борьбой антагонистических групп мышц. Этим явлением качания дали название «астазия».

Далее обращает на себя внимание и то, что мускулатура безмозжечковых животных чрезвычайно утомляема. Может быть, это есть результат того, что всем этим мышцам приходится выполнять необычную работу. В силу ненормального соотношения тонуса безмозжечковому животному постоянно приходится выравнивать это соотношение за счет фазических движений и, следовательно, мускулатура, выполняющая фазические движения, находится в непрерывной деятельности, которой не должно быть у нормального животного. Тоническая и фазическая деятельность характеризуются тем, что фазическая протекает с большими затратами энергии, а тоническая деятельность требует гораздо меньших затрат энергии, гораздо меньшего расхода веществ.

Если тонус неправильно распределен и его все время приходится корригировать за счет фазических движений, то понятно, что это должно быть связано с большим расходом энергии. И действительно, проведенные у нас исследования газообмена у безмозжечковых животных показали, что у них мы никогда не можем получить тех величин основного обмена, которые характерны для нормального животного. Нормальное животное мы можем уложить в люльку, и оно начинает дремать спокойно; в это время расход энергии доведен до минимума, и этот минимальный расход энергии, связанный с минимальным потреблением кислорода, может быть легко определен. У безмозжечкового животного нам никогда не удается получить таких малых цифр, как у нормального животного. У него всегда расход повышен в два-три раза, иногда и больше, а при свободном движении животного в пространстве этот расход повышен во много раз по сравнению с нормальным животным. Тогда понятно, что его мышцы, непрерывно выполняющие движения там, где надо и где не надо, имеют больше поводов для утомления, чем мышцы нормального животного. И действительно, у безмозжечкового животного, как только оно немного походило, начинается одышка, учащение дыхания, которое должно обеспечить повышенную вентиляцию легких и повышенную доставку кислорода.

Безмозжечковое животное, побегав и походив, очень часто делает попытки сесть и лечь и побыть таким образом в относительном покое.

Вся эта сложная картина моторных расстройств до такой степени разительна, до такой степени привлекает к себе внимание, что подавляющее большинство работ и было направлено на то, чтобы оценить эти моторные расстройства. Естественно сложилось представление о том, что мозжечок является одной из важнейших надстроек над моторным аппаратом животного. А дальше уже делались попытки так или иначе объяснить эти расстройства моторики.

Мне кажется, что нам удалось найти наиболее общее объяснение, которое заключается в том, что мозжечок не только орган моторной деятельности, но и один из органов, который регулирует функциональное состояние как моторных аппаратов, так и всех сенсорных аппаратов и всех вегетативных функций. Следовательно, расстройства моторики представляют собой лишь частный случай тех общих расстройств, которые наблюдаются при поражении мозжечка.

ЛЕКЦИЯ VI

В прошлый раз мы говорили о функциях мозжечка и я успел нарисовать вам ту картину моторных расстройств, которая обнаруживается после полной экстирпации мозжечка. Картина эта, эти явления настолько резки и настолько заметны, что любой человек, увидевший собаку или кошку, лишенную мозжечка, сразу вам говорит: «Ах, какая странная собака, как будто пьяная или одурманенная». Явления расстройства моторики выступают очень резко, и понятно, что именно они оказались в центре внимания всех исследователей.

Одновременно с этим, конечно, встал вопрос: как понимать эти расстройства?

Одни считали возможным объяснить их тем, что мозжечок своими центробежными (т. е. церебелло-фугальными) волокнами связан с большими полушариями, с большим мозгом, с нижележащими отделами спинного мозга, оказывает на них влияние и таким образом направляет течение процессов в этих отделах. В нормальных условиях мозжечок устанавливает в них определенные координационные отношения, а при своем повреждении освобождает их от этого координирующего влияния. Другие авторы «центр тяжести» видели в том, что к мозжечку идут афферентные волокна со стороны проприоцептивной системы и со стороны других видов чувствительности и старались объяснить роль мозжечка именно этим большим притоком афферентных импульсов, которые и служат поводом для тех регулирующих центрифугальных влияний, о которых я только что говорил.

Встал вопрос о том, имеет ли мозжечок отношение к чувствительности. На этой почве были большие споры, которые, собственно, не должны были бы иметь места, если бы сразу установили, о какой чувствительности идет речь, дали правильное толкование этому понятию. Если говорить о том, является ли мозжечок органом чувствительности, т. е. представляет ли он ту высшую проекцию афферентных путей, которая дает нам субъективно воспринимаемые ощущения, — ощущения боли, света, тепла, холода, механического прикосновения и т. д., то, по-видимому, это не так. У нас нет никаких оснований для того, чтобы думать, что субъективные ощущения при притоке афферентных импульсов возникают благодаря деятельности мозжечка. И в этом понимании слова надо сказать, что мозжечок не является органом чувствительности. Но если из этого сделать вывод, что мозжечок никакого отношения к чувствительности не имеет, то это было бы ошибкой.

Дело в том, что уже давно, со второй половины прошлого столетия, совершенно твердо установлено, что в коре больших полушарий мозга имеет место проекция всех афферентных систем, что решительно все афферентные системы представлены там, и выпадение той или иной чувствительности или многих чувствительностей одновременно происходит всегда при ее поражениях. Единственным спорным пунктом является болевая чувствительность, относительно которой существуют разные мнения. Одни авторы считают, что и болевая чувствительность имеет свое высшее представительство в коре мозга, другие считают, что высшей проекцией болевой чувствительности является thalamus opticus. Эти споры могут быть разрешены только в клинике нервных болезней, в частности в нейрохирургической клинике. И все-таки есть очень много оснований для того, чтобы утверждать, что и болевая чувствительность в этом отношении не является исключением, что она тоже имеет корковое представительство.

При повреждении мозжечка все виды чувствительности оказываются сохраненными, ни один вид чувствительности не выпадает. Однако если вы будете систематически обследовать состояние чувствительных приборов того или иного порядка, той или иной модальности, то обнаружите во всех них существенные расстройства. Расстройства выражаются в крайней неустойчивости порогов возбуждения. Если вы нормальное животное обследуете регулярно, изо дня в день, то оказывается, что и у него наблюдаются колебания порогов, но колебания эти очень незначительны. В течение одного дня пороги обычно устойчивы. В течение опытного сеанса, который длится часа полтора или два, вы не видите каких-нибудь существенных изменений в порогах возбудимости. Это касается и тактильной чувствительности, и температурной чувствительности. А у животного с экстирпированным мозжечком вы наблюдаете такую картину, что ото дня ко дню пороги дают огромные скачки, и иногда даже в течение одного опытного сеанса. Вы только что определили порог, он оказался чрезвычайно высоким, чувствительность — низкой. Через несколько минут повторяете это определение — порог оказывается чрезвычайно низким, чувствительность — высокой. Потом эта картина опять меняется. Такие скачущие пороги очень характерны для животных с пораженным мозжечком.

Если вы от простого определения порогов переходите к определению хронаксии, т. е. к измерению того минимального времени, которое нужно, чтобы наступила реакция на раздражитель двойной пороговой величины, то здесь вы тоже обнаруживаете крайнюю неустойчивость у животных с экстирпированным мозжечком. Хронаксия является еще более стабильной величиной у нормальных животных, чем пороги; пороги могут довольно заметно колебаться, а хронаксия обычно держится на постоянных величинах.

После экстирпации мозжечка хронаксия начинает колебаться в очень больших пределах, так что мы никогда не можем сказать, имеется ли у безмозжечкового животного понижение чувствительности или ее повышение, потому что у каждого из них имеет место и повышение, и понижение — все зависит от момента наблюдения. Очевидно, целый ряд факторов, воздействующих на нервную систему в ее центральной и периферической частях, как внешних, так и внутренних, связанных с обменом веществ и функционированием различных органов, влияет на эти чувствительные аппараты и постоянно сдвигает их физиологические свойства то в одну, то в другую сторону, а стабилизацию осуществляет мозжечок.

Следовательно, мы видим полный параллелизм в этом отношении между ролью мозжечка и ролью симпатической нервной системы. И если понимать чувствительность в таком смысле, то мозжечок несомненно играет огромную роль в вопросах чувствительности, являясь регулятором и стабилизатором всех чувствительных аппаратов. Путем регуляции импульсов, в частности проприоцептивных импульсов, идущих от всего двигательного прибора и от вестибулярного аппарата, конечно, можно управлять и двигательными актами. Регулируется чувствительность, и корригируются все те толчки и все те нарушения, которые вызваны отклонениями в состоянии чувствительности.

Но этим дело тоже не ограничивается. Опять-таки уже первые авторы, работавшие с мозжечком, обнаружили, что при экстирпации его как в момент самой операции, так и в более поздний период наблюдаются определенные явления со стороны вегетативной нервной системы. Были замечены изменения кровенаполнения органов, изменения скорости тока крови, кровяного давления. При воздействии на мозжечок отмечалось

кровотечение из мелких и капиллярных сосудов, наблюдались изменения в состоянии кишечника и т. д. Такие отдельные нарушения наблюдались, но авторы, сосредоточившие внимание на моторной функции мозжечка, рассматривали их как какие-то случайные, сопутствующие, побочные и не хотели придавать им серьезного значения.

В лабораториях, которыми я заведую, целый ряд сотрудников занялся выяснением отношения мозжечка к вегетативным функциям. И оказалось, что решительно все вегетативные функции находятся под контролем мозжечка. Это касается работы пищеварительных желез, работы моторного аппарата, пищеварительного тракта, всей сосудодвигательной системы, работы сердца. Одним словом, все решительно вегетативные функции, вплоть до обмена веществ, регулируются мозжечком, причем все эти влияния ближе всего совпадают с влиянием именно симпатического отдела вегетативной нервной системы.

В настоящее время нам уже удалось накопить факты, в частности А. М. Зимкиной удалось установить, что целый ряд эффектов мозжечка может быть вызван в различных органах, например в мышечной ткани, при условии, если все нервные связи мозжечка с этим органом прерваны.

Следовательно, нужно думать, что мозжечок оказывает такие же влияния, как симпатическая система, может быть частично через посредство симпатической системы, а частично и помимо нее и вообще помимо нервных связей. Мы сейчас склонны считать, что некоторые влияния мозжечка в отношении остальных отделов центральной нервной системы и всех периферических органов осуществляются гуморальным путем, через поступление в кровь каких-то химических агентов. Какие это агенты — мы в настоящее время сказать еще не можем, но факт тот, что при электрическом раздражении мозжечка у животных изменяется содержание тех веществ, которые мы считаем медиаторами в передаче возбуждения с нервной системы на периферические органы, т. е. ацетилхолиноподобных, адреналиноподобных веществ. Если растереть мозжечок, приготовить из него экстракт, то всегда в этом экстракте можно обнаружить наличие и ацетилхолиноподобных, и адреналиноподобных веществ. Но если сравнить мозжечок спокойный и мозжечок, подвергнутый электрическому раздражению, то соотношение этих продуктов нарушается. Во-первых, увеличивается их количество и, во-вторых, меняется отношение между ацетилхолиноподобными и адреналиноподобными веществами в пользу адреналиноподобных, т. е. в пользу тех, которые являются медиаторами симпатической системы. К этому ли нужно отнести гуморальное воздействие мозжечка на органы и ткани или еще к каким-нибудь химическим продуктам — мы в настоящее время сказать не можем, вопрос этот только начинает разрабатываться.

Дело в том, что в последние годы в литературе накопился большой материал, свидетельствующий о том, что в центральной нервной системе многих животных (в особенности это касается беспозвоночных животных, но отчасти и позвоночных и даже млекопитающих) наряду с типичными нервными клетками попадаются клеточные элементы, явно носящие секреторный характер: в них содержится определенный вид зернистости, по-особому относящийся к красящим веществам. Есть основания думать, что эти элементы, вкрапленные в центральную нервную систему, могут являться источником различных химических продуктов, химических агентов, может быть, аналогичных тем или иным гормонам. Эти химические агенты проникают оттуда либо в общий ток крови и оказывают общее влияние на органы, либо, может быть, через посредство той среды, в которой живут нервные элементы, оказывают на них свое влия-

ние. Это опять-таки один из новых вопросов, который стоит на очереди. Но бесспорен тот факт, что со стороны мозжечка мы имеем влияние огромнейшей силы на все виды чувствительности, на все вегетативные функции и на всю моторную деятельность организма. Образующиеся сдвиги настолько сильны, что совершенно не требуют каких-то изощренных методов исследования, они прямо бьют в глаза своей мощностью. Вместе с тем они могут быть вызваны через нервные пути и могут быть вызваны при устраненных нервных связях, очевидно, гуморальным путем, но идет ли поступление этих продуктов в кровеносную систему или в цереброспинальную жидкость — мы пока ничего определенного сказать не можем.

Последний вопрос, на котором я хочу остановить ваше внимание, касается второй надстройки над основным рефлекторным прибором и тех отношений, которые существуют между ней и мозжечком. Надстройка эта — большие полушария головного мозга, и только из взаимоотношений их с мозжечком можно ясно понять характер тех моторных расстройств, которые я вам описал в прошлый раз.

Какова основная функция больших полушарий у животных и отчасти у человека?

Это — выработка приобретенных реакций, условных связей. И. П. Павлов, как вы знаете, в течение 33 лет занимался изучением вопроса об условных рефлексах, причем внимание свое он остановил на условных рефлексах слюнной железы. Он показал, что старые, давно известные факты так называемой психической секреции слюнных желез и желудочных желез нужно рассматривать как рефлекторные акты особого порядка, как рефлекторные акты, выработавшиеся в течение индивидуальной жизни данного животного в результате того, что те или иные индифферентные раздражители совпадают с такими раздражителями, которые в силу организации данного животного, в силу его наследственно приобретенных свойств ведут к выработке слюны, желудочного сока и т. д. Значит, на основе каждого врожденного рефлекса может выработаться еще целый ряд приобретенных рефлексов, достаточно только, чтобы раздражители совпали во времени.

Оказалось, что такие вновь образовавшиеся рефлексы отличаются некоторыми особенностями. Некоторые из этих приобретенных рефлексов вызываются «роковым» образом в силу абсолютной неизбежности совпадения раздражителей друг с другом. Например, если вы возьмете какие-нибудь пищевые вещества, которыми животное питается, то там есть раздражители, которые действуют на слизистую оболочку рта, на находящиеся здесь рецепторы механической, тактильной, температурной и всякой другой чувствительности, вызывая рефлекторную секрецию слюнных желез. Но в то же время эти пищевые вещества выделяют в атмосферу мельчайшие частицы, которые действуют на обонятельный прибор. В результате этого, прежде чем пища попадет в рот и начнет раздражать рецепторы слизистой оболочки рта, которые дают безусловный рефлекс или врожденный рефлекс на слюнные железы и на желудочные железы, она обязательно должна пораздражать обонятельный прибор. Вы никак не разделите эти раздражители. В силу этого обонятельные раздражения уже с первых дней жизни тоже приобретают значение рефлекторных возбудителей слюноотделения.

Точно также действует вид пищи. Прежде чем животное возьмет пищу в рот, оно ее видит, и этим раздражаются зрительные рецепторы. Раздражение зрительных рецепторов тоже вступает в связь с секрецией слюнных желез, и у них образуется зрительный условный рефлекс.

Когда животное жует пищу, пища издает или хруст, или какой-нибудь иной звук; если это жидкая пища — получаются всплески. Эти раздражители приобретают значение условных возбудителей приобретенного рефлекса.

Следовательно, в течение жизни животного (и человека) целый ряд раздражителей неизбежно превращается в возбудителя новых, приобретенных рефлексов в силу того, что они естественно связаны с основными раздражителями, вызывающими врожденную реакцию. И устанавливаются таким образом, как Павлов говорил, естественные, или натуральные, условные рефлексы. Вид и запах пищи — это натуральные условные раздражители, неизбежно связываемые с теми свойствами пищи, которые вызывают безусловный рефлекс.

Раз этот принцип вообще существует в нервной системе (если индифферентные раздражители, совпадающие во времени с возбудителем какого-то рефлекса, тоже становятся возбудителями такой же деятельности), то вы можете любой выбранный вами раздражитель связать с безусловным и выработать у животного на основе этой связи новый условный рефлекс. Когда вы ставите метроном и заставляете его стучать перед тем, как дадите животному пищу, звук этого метронома превращается в возбудителя деятельности слюнных желез. А в другом случае вы начинаете зажигать лампочку перед глазами собаки: вспыхнула лампочка — дается еда, тогда вспыхивание лампочки делается возбудителем слюнной железы. В этом случае, по Павлову, вы получаете искусственный условный раздражитель, искусственный потому, что он создается экспериментатором, а натуральные рефлексы — это те, которые неизбежно возникают, потому что по самой природе вещей они должны совпадать во времени с теми раздражителями, которые являются возбудителями врожденных рефлексов.

Какой-нибудь внешний стимул является возбудителем сгибательного рефлекса: животное отдергивает лапу, если вы колете ему подошвенную поверхность ноги булавкой. Что при этом происходит? При этом происходит сокращение мышц, перемещение конечностей друг около друга, раздражение огромного числа проприоцептивных приборов, расположенных в этих конечностях, в двигательном аппарате, осуществившем первый рефлекторный акт. Естественно, что эти проприоцептивные возбудители превратятся в условные возбудители этой же реакции и может получиться картина такая, что проприорецепторы начнут давать рефлекс, но они будут вызывать рефлекс уже не того порядка, который является врожденным, а рефлекс нового порядка. За счет проприоцептивных показаний, идущих от двигательного аппарата, мы можем перестраивать наши движения и во всяком случае так оценивать выполненное один раз движение, что потом можем этими проприоцептивными показаниями пользоваться для корригирования и для направления двигательных актов.

Мало того, может получиться и такая картина. Вот вы укололи животное, результатом этого получилось отдергивание конечности; масса проприоцептивных импульсов потекла в центральную нервную систему, а в то же время действовал какой-нибудь внешний раздражитель — звук, свет или какое-нибудь слово, которое вы при этом произносили. Этот внешний раздражитель превратился в возбудитель условного рефлекса, он свяжется, следовательно, в нашей центральной системе не только с потоком болевых импульсов, но и с потоком проприоцептивных импульсов, которые идут от этой конечности.

Отсюда вытекает очень важное следствие, послужившее поводом для различного рода препирательств между авторами. Целые сотни и тысячи

страниц исписаны по поводу того, существует у человека «иннервационное чувство» или не существует. Издавна сложилось представление, что человек обладает иннервационным чувством, которое выражается в том, что человек может точно рассчитать движения, которые он должен выполнить. Кто из нас станет отрицать, что у нас эта способность есть, что мы можем выполнить движение того порядка, того размера, того объема, которое захотим. И психологи, которые этим делом занимались, всегда утверждали, что существует иннервационное чувство.

Это вызвало со стороны целого ряда физиологов, иногда очень авторитетных физиологов, возражения. Казалось, что в этом есть нечто фантастическое, что-то неестественное, чуть ли не витализм в этом усматривали. В особенности стали спорить об этом после того, как было высказано предположение, что в основе так называемого мышечного чувства лежат показания проприоцептивных приборов, когда Шеррингтон описал мышечные веретена — специальные приборы в мышцах, описал другие приборы, расположенные в сухожильной части мышечного аппарата, на границе между сократительной и сухожильной тканью, откуда текут проприоцептивные импульсы — основа мышечного чувства. Это совершенно верно, но упускают другое. Каждый раз как животное выполняет под влиянием того или иного раздражения движение, это движение сопровождается огромным потоком проприоцептивных импульсов со стороны всех мышечных веретен, из сухожильной ткани, со стороны всех проприорецепторов, расположенных в суставных связках, перетягивающихся при сокращении мышц. Следовательно, получается огромный комплекс разнообразных проприоцептивных показаний, которые притекают к коре головного мозга и создают какую-то определенную картину, характеризующую выполнение движения.

Всякий внешний раздражитель, в том числе и наши командные слова «подними ногу», «поставь на стол» или «подними руку, приблизь ее к носу, тронь указательным пальцем кончик носа», являющиеся словесными сигналами, связываются с тем комплексом проприоцептивных показаний, которые человек или животное испытало, когда выполнило то или иное движение. И когда вы в следующий раз даете эти же командные словесные приказания, то по принципу условной связи в коре мозга возникает тот комплекс возбуждения, который дает поток центробежных импульсов, для того чтобы это движение было выполнено. Это движение выполняется с большой точностью. Следовательно, ничего виталистического, фантастического, нелепого в этом определении нет. Когда мы говорим об иннервационном чувстве, мы должны понимать под этим условное возникновение тех проприоцептивных комплексов, которые создаются в центральной нервной системе при выполнении того или иного двигательного акта и, будучи условно вызванными, вызванными сигнальным раздражителем, определяют возможность выполнения того же двигательного акта с той же точностью, с какой он был выполнен в первый раз под влиянием безусловного стимула.

Это обстоятельство в высшей степени важно, потому что на нем основано обучение тем или иным движениям, которые могут достигать очень большой сложности и тонкости.

Возьмем такое животное, как лошадь. Вам всем известно, что лошадь отличается определенными локомоторными актами — хорошо бегает, идет рысью или шагом. Дрессировщик приучает ее идти различными аллюрами и хорошо дрессированная лошадь может по заказу дрессировщика в цирке на ваших глазах менять один аллюр на другой. Каким образом осуществляется эта высшая школа езды, высшая школа

дрессировки лошади? Дрессировщик должен знать несколько характерных, важных для него рефлексов у лошади. Он должен знать, что щекотание определенного места около уха заставит лошадь повернуть голову, наклонить ее немножко на одну сторону; если пощекотать у другого уха, она повернет голову в другую сторону; если он будет шпорами щекотать и колоть кожу груди ближе к лопаткам, она сделает одно какое-нибудь движение, которое входит в комплекс чесательных движений у всех животных, — немножко приподнимет заднюю ногу; если он пощекочет в другом месте, она не вперед поставит ногу, а отодвинет ее назад.

Зная эти элементарные, врожденные рефлексы лошади, дрессировщик имеет возможность подгонять свои раздражения (шпорами, хлыстом и пр.) к различным моментам локомоторных движений животного. Вот она идет обычным, общим для всех лошадей шагом, а дрессировщик при выдвижении передней конечности производит раздражение или передней, или задней части тела — тогда у нее фигура этого локомоторного акта оказывается несколько измененной, она ногу поднимает не на обычную высоту, а немного выше или поставит ее не по средней линии, а немножко откинет ее в сторону и при этом может еще наклонить голову в сторону.

Таким образом, несколько раз подгоняя эти раздражения к отдельным моментам локомоторного акта (сам он очень внимательно должен за собой следить), дрессировщик добивается того, что называется дрессировкой. При этом он может еще и причмокивать, и приговаривать что-нибудь шепотом, отчего вырабатывается ряд условных реакций, направленных на то, чтобы обычные локомоторные движения несколько видоизменить. И вот скомбинировав эти движения известным образом, он может получить тот или иной аллюр у лошади. Лошадь может идти покачиваясь вправо или влево, выкидывать ногу больше или меньше вправо или влево, может прискакивать, идти двумя ногами сразу. Одним словом, дрессировщик может заставить ее менять картину основного локомоторного акта так, как ему хочется, путем сочетания естественного локомоторного акта лошади с добавочными вспомогательными рефлексами.

Это самый простой, самый примитивный способ переработки координаций, который основан на том, что подгоняются раздражители, вызывающие тот или иной рефлекторный акт к локомоторному акту и, следовательно, в результате взаимодействия этих рефлексов получается какая-то новая форма движений. Эту же процедуру можно сочетать с определенными музыкальными номерами. Когда оркестр играет какой-нибудь марш, дрессировщик дает одни раздражения, создает один аллюр; когда оркестр играет другой марш, он создает другой характер этого локомоторного акта. В результате этого через некоторое время лошадь в зависимости от того, какой марш ей сыграли, начинает проделывать усложненные, красивые, облагороженные движения. Что же лежит в основе этого? Образование условной связи между музыкальным раздражением, комплексом звуковых раздражений и той картиной проприоцептивных и тактильных импульсов, которая складывается в центральной нервной системе лошади во время такого усложненного локомоторного акта. Этот усложненный локомоторный акт устанавливается условнорефлекторным порядком.

С чем нужно считаться при этом? Всякая такая переделка врожденного координированного акта представляет собой наслоение чего-то добавочного плюс выключение чего-то другого, что могло бы помешать. И у нас в течение нашей жизни очень много врожденных рефлексов оказывается хронически подавленными.

Естественное положение головы для всех четвероногих — это держать ее теменем кверху. Такое же положение головы характерно и для человека, но благодаря тому, что у нас выработалось вертикальное стояние, голова все время должна быть несколько наклоненной (чтобы удержалось положение ее теменем кверху). Значит, тут опять имеется какой-то комплекс рефлекторных реакций, из которых одни заставляют держать голову теменем кверху, а другие все время устанавливают определенные отношения между положением головы и положением позвоночника. Ясно, что наш координационный акт является некоторым изменением того, что имеет место у всех четвероногих животных.

Мы происходим от четвероногих. Наши отдаленные предки ходили на четырех ногах и должны были шейную мускулатуру напрягать так, чтобы голова была расположена вдоль позвоночника, была с ним на одной линии (т. е. темя и поверхность позвоночника оказываются на одной линии), а у нас сейчас они согнуты под прямым углом. Следовательно, в течение всей нашей предшествующей исторической жизни у нас происходила переделка координации, в результате которой затылочные мышцы должны были несколько ослабить свой тонус, а мышцы передней стороны шеи усилить свой тонус и удерживать голову в том положении, которое характерно для человека. Попробуйте животное повернуть головой книзу и попробуйте недоношенного младенца повернуть теменем книзу — у него моментально наступает целый ряд рефлексов, которые ведут к тому, что ребенок стремится поставить темя кверху.

Однако мы можем подавлять эти реакции.

Акробаты отлично стоят на голове, висят, подвешенные за ноги. Обезьяны выработали эти же реакции раньше, но они также могут висеть головой книзу. А у некоторых животных это — нормальное положение: летучие мыши спят, вися на ногах, головой книзу. Значит, в настоящее время в силу каких-то взаимоотношений происходит подавление этого обычного рефлекса, удерживающего голову теменем кверху.

Нам в процессе нашей естественной жизни приходится вырабатывать различные профессиональные движения, которые требуют подавления врожденных рефлексов и не всем это одинаково легко дается. Например, при плавании на спине очень важно (для того чтобы вы легче плыли), погрузить по уши голову в воду, а у каждого из нас есть врожденный рефлекс, который при действии холодной воды на затылок заставляет нас выдергивать голову из нее. И кто в состоянии подавить этот рефлекс, тот, погрузив голову, облегчит свой вес и будет легче держаться на воде, а кто не в состоянии этого сделать, тот будет выдергивать голову, тело его будет поворачиваться вертикально и будет идти ко дну. Пока он этого рефлекса не подавит, он не сможет научиться плавать.

Следовательно, выработка всякого нового двигательного акта и использование мускулатуры для новых целей, в новом порядке, в новых комбинациях требуют обязательно либо подавления тех или иных врожденных рефлексов и удержания их в этом состоянии на протяжении всей жизни, либо способности в нужные моменты подавлять врожденные рефлексы и взамен их выполнять какие-то новые. Все это осуществляется деятельностью больших полушарий головного мозга. Вырабатываются условные связи. Эти условные связи конкурируют друг с другом. Но конкурируют между собой не только новые рефлексы. Конкуренция происходит и между приобретенными и врожденными рефлексами, а в результате складываются новые и новые картины двигательных актов.

Так вот оказывается, что в этом деле очень большую роль играет мозжечок. Он не является органом выработки условных рефлексов, но

он является органом, который обеспечивает нервной системе такую подвижность, такую податливость, что легко осуществляется ликвидация или временное затормаживание врожденных рефлекторных реакций и замена их новыми, приобретенными, которые подчас могут быть прямо противоположными выполнявшимся ранее.

В течение нашей жизни таких переработок происходит десятки и сотни на каждом шагу.

Безмозжечковое животное в этом отношении является очень ограниченным, у него все врожденные координационные отношения настолько сильно выражены и так доминируют над всем, что сплошь и рядом происходит столкновение произвольных движений, условнорефлекторных движений с врожденными рефлексами. Это выражается в том, что животное не может, например, легко лечь на бок, потому что оно при этом должно подавить рефлекс удержания головы теменем кверху. Если оно попробует разом лечь на бок, оно или упадет, или, улегшись на один бок, обязательно рефлекторно перевернется на противоположную сторону. Если оно захочет наклонить голову, чтобы взять пищу, у него голова отдернется кверху в силу проприоцептивных приказаний со стороны шейной мускулатуры и раздражения вестибулярного прибора, тогда как нормальное животное все эти реакции легко подавляет. Следовательно, тут имеется какая-то своеобразная связь между мозжечком и большими полушариями мозга, благодаря которой они совместно управляют сегментарным и стволовым приборами центральной нервной системы и обеспечивают возможность легкого, бесперебойного упразднения на долгий или короткий срок целого ряда врожденных реакций, которые могли бы помешать новым координациям.

Переделка координаций, выработка новых координаций, выполнение новых двигательных актов, которые нашим предкам были не свойственны или свойственны в какой-то ограниченной мере, есть результат совместной работы больших полушарий мозга как органа, вызывающего новые условные реакции, и мозжечка, который является регулятором, обеспечивающим достаточную подвижность нервной системы и достаточную способность подчиняться требованиям больших полушарий.

Я думаю, что это происходит в значительной степени за счет тех адаптационно-трофических влияний, о которых я вам уже много говорил и которые осуществляются мозжечком через посредство вегетативной нервной системы. Может быть, для этого существуют и прямые нервные пути.

Очень важное обстоятельство заключается в том, что мозжечок и большие полушария определенно друг на друга влияют. Сейчас совершенно твердо установлено, что раздражение мозжечка влияет на эффекты, вызываемые со стороны больших полушарий.

Если вы будете раздражать двигательную область больших полушарий мозга и вызывать двигательный эффект и определите порог возбудимости коры мозга и хронаксию, то оказывается, что присоединение раздражения мозжечка и порог, и хронаксию резко изменяет. И наоборот, вы можете убедиться в том, что если вы раздражаете мозжечок и со стороны мозжечка вызываете известные, уже хорошо изученные тонические движения, то на эти тонические движения вы можете воздействовать раздражением коры больших полушарий. Вы можете так же видоизменить их, раздражая симпатическую систему.

Следовательно, такой трехсторонний союз — мозжечок—большие полушария—симпатическая нервная система, а может быть, и вся вегетативная нервная система, — это плеяда аппаратов, совместное действие

которых определяет конечный результат всех наших двигательных актов и придает им слаженность, гармонию и бесперебойность, столь характерные для нормальных двигательных актов.

Все это приобретает особенно большое значение у человека. Если у четвероногих или у четвероруких животных приходится иметь дело с относительно грубыми, примитивными движениями, осуществляющимися в больших суставах, то, как вы знаете, для человека характерен уже переход к значительно уточненным, мелким движениям в дистальных частях наших конечностей, в особенности верхних конечностей. Тут требуется уже разбивка исходных, массивных, суммарных движений на движения каждого отдельного пальца, движения в каждом отдельном фаланговом суставе, для того чтобы выполнить те специализированные работы, которые характерны для человека. Возьмите фортепианную игру или игру на скрипке. Требуется очень большая переделка исходных координационных способностей, для того чтобы играть на скрипке, и требуется сочетание определенных двигательных импульсов за счет иннервационного чувства с теми звуковыми эффектами, которые создает музыкальный инструмент. И человек до известного времени корригирует свою игру слухом. Глухой не научится играть на скрипке, но научившийся играть, даже оглохнув, может продолжать игру, потому что у него уже сложилась определенная цепь координированных актов, которые он может выполнять. Но в процессе этой выработки ему непременно нужно сочетание деятельности сложно устроенного аппарата больших полушарий, вырабатывающего новые двигательные координации с мозжечком.

В силу этого вам должно быть понятно, что при том резком переходе, как количественном, так и качественном, который наблюдается между человеком и низшими представителями животного царства, при том огромном скачке, который человек осуществил в деле создания новых координаций, в смысле выполнения уточненных мышечных движений как дистальными частями конечностей, так и речевым своим аппаратом, требуются, очевидно, существенная перестройка и усложнение не только больших полушарий, но и мозжечка, что мы и наблюдаем.

Конечно, все те явления, все те расстройства, которые наступают при повреждении мозжечка или при повреждении больших полушарий, имеют место и у человека, но не все то, что мы можем наблюдать у человека, есть у животных. В этом и заключается трудное положение физиологии центральной нервной системы, когда она от животных переходит к человеку. Все те экспериментальные возможности, которые дает нам животное, оказываются чрезвычайно ограниченными по сравнению с теми требованиями, которые предъявляет физиология нервной системы человека. Значит, нужно изыскать такие пути, которые помогли бы эту пропасть перескочить и создать истинную физиологию центральной нервной системы и, в частности, физиологию больших полушарий человеческого мозга. Тут уже приходится идти на поклон к клинике и брать из ее наблюдений то, что она может дать. А дает клиника очень много. Экспериментировать на человеке так, как мы экспериментируем на животных, конечно, невозможно, только крайне ограниченные формы эксперимента оказываются допустимыми и осуществимыми в отношении человека. Важно, однако, то, что основные предпосылки, которые дает нам физиология центральной нервной системы животных, полностью оказываются приложимыми к человеку. Это уже очень важный шаг. В частности, относительно мозжечковых расстройств мы имеем полную аналогию. Может быть, картина расходится только в каких-нибудь деталях, да и то расхождение это не фактическое, а только в трактовке явлений.

Например, в отношении тонуса. Я подчеркивал в своих предыдущих лекциях, что у животных с экстирпированным мозжечком всегда повышенный тонус; ослабление, падение тонуса наблюдается только в первые несколько дней, а потом тонус все время повышен, но неправильно распределен между мышцами. Если обратиться к человеческой патологии, то, насколько я знаю, в клинике принято положение, что повреждение мозжечка связано с гипотонией, с ослаблением тонуса. Это противоречие не какое-то принципиальное, потому что методы определения и оценки тонуса могут быть различными (не одни и те же приемы применяются). Затем важно, в каких мышцах определяется это явление. Кроме того, вполне возможно, что при той большой перестройке тонических рефлексов, происшедшей у человека по сравнению с животными, уже так изменились отношения между большими полушариями, мозжечком и сегментарным аппаратом, что экстирпация мозжечка приводит к падению того тонуса, который характерен для человека. Большая разница — стоять на двух ногах, удерживать туловище вертикально и шею, согнутой под углом к остальному позвоночнику, или стоять на четырех ногах и держать шею и голову вытянутыми вдоль позвоночника. Следовательно, уже произошла такая огромная перестройка тонуса, что, может быть, повреждение мозжечка даст иную картину тонуса, чем у четвероногих животных. Этот вопрос требует, конечно, своего разрешения. Все остальное, о чем я говорил, представляет полное тождество картины поражения мозжечка у человека в клинике и у животных.

В отношении расстройств чувствительности или расстройств вегетативной нервной системы за последние годы накопился очень важный материал, свидетельствующий о том, что и у больных с повреждениями мозжечка, с опухолью, с травмой мозжечка наблюдаются во многих случаях расстройства чувствительности и расстройства вегетативных функций совершенно такого же порядка, какие описаны нами для животных.

С этой точки зрения я считаю очень важным привлечь ваше внимание еще к одному пункту. Я указывал, что выработка условных рефлексов, как двигательных, так и секреторных и всяких других вазомоторных, осуществляется корой больших полушарий. Мозжечок тут ни при чем. Но хотя выработка и идет за счет больших полушарий, мозжечок тоже оказывается замешанным в этом. Однако он замешан в этом не как участок, через который проходят дуги условных рефлексов, а как аппарат, содействующий большим полушариям.

Нам удалось установить, что у животных с экстирпированным мозжечком выработка условных рефлексов и протекание условнорефлекторной деятельности отклоняются от нормы. Отклонения получаются совершенно такого же порядка, как при экстирпации верхних шейных симпатических узлов, т. е. процесс выработки не нарушен, условные рефлексы все есть, но они ослаблены, легко тормозимы, причем торможение носит затяжной характер. Это характерно как для симпатэктомированных животных, так и для животных с экстирпированным мозжечком.

Далее нам удалось показать, что у человека раздражение области мозжечка ультравысокими частотами сопровождается чрезвычайно резкими сдвигами в состоянии органов чувств. В частности, аппарат зрения оказывается резко измененным. Темноадаптированный глаз может совершенно потерять свою чувствительность и вернуться к чувствительности адаптированного к дневному свету глаза. Из этого вывод, что вся деятельность коры больших полушарий находится под каким-то влиянием мозжечка.

Тогда допустимо, что и некоторые психические функции могут оказаться измененными и нарушенными под влиянием заболевания мозжечка. Это не значит, что мозжечок является органом психической деятельности; органом психической деятельности остается и будет большой мозг, большие полушария мозга, но состояние мозжечка будет отражаться на состоянии психической деятельности, на характере психической деятельности в силу этих побочных влияний мозжечкового аппарата. Эти данные, которые нами получены на основе изучения условнорефлекторной деятельности на собаках, находят себе подтверждение в клинике.

Один из наших отечественных психиатров, работающий в Перми, установил чрезвычайно важный факт. Ему удалось обнаружить, что случаи хронического отравления спорыньей, которая поражает вегетативную, симпатическую нервную систему, не всегда кончаются смертью (наиболее тяжелые случаи с участием периферической симпатической системы, так называемая злая корча, обычно приводят к смерти). В некоторых случаях довольно большой процент может и выжить. И вот оказывается, что у этих людей, перенесших отравление спорыньей, с течением времени — через год-два, иногда через три-четыре года, развиваются тяжелые психические расстройства, тяжелые психозы, которые заставляют помещать их в психиатрическую больницу. Установили, что во всех этих случаях, в конечном счете оканчивающихся также летальным исходом, анатомическое исследование обнаруживает тяжелые перерождения в мозжечке и в мозжечковых путях. Следовательно, мы из этого вправе сделать вывод, что хроническое повреждение мозжечка может сопровождаться и расстройствами психической деятельности. А это значит, что и психиатрам надлежит при оценке психических расстройств считаться не только с теми явлениями, которые протекают в основном аппарате психической деятельности, но иметь в виду и возможную роль мозжечкового прибора.



О НЕКОТОРЫХ ДОСТИЖЕНИЯХ СОВЕТСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ[1]

Товарищи, изложить в одной лекции все достижения советской физиологии, конечно, не представляется возможным, поэтому я и назвал свой сегодняшний доклад «о некоторых достижениях советской физиологии». Если я коснусь только некоторых достижений, то это не значит, что то, что я обойду молчанием, не является достижением или что то, о чем я сегодня буду говорить, является наиболее важным и интересным. Просто придется из всего богатого материала советской физиологии выбрать некоторые вопросы и на них остановиться в расчете на то, что остальные вопросы могут быть освещены другими лекторами или мною же при каком-нибудь другом удобном случае. Совершенно произвольно я остановлюсь на том, что в данный момент меня больше интересует.

Первый вопрос, которого я хочу коснуться, это вопрос о так называемом трофическом действии нервной системы. Всем вам хорошо известно, что понятие о трофическом действии нервной системы, о трофической иннервации давно уже возникло в клинической медицине. На основании целого ряда наблюдений над течением болезненных процессов старые врачи пришли к заключению, что со стороны центральной нервной системы через посредство периферических нервов оказывается регулирующее влияние на обмен веществ, и не только на некоторые его виды, некоторые его стороны, но на обмен веществ во всех решительно тканях. У врачей сложилось мнение, что существуют специальные трофические нервы, т. е. такие нервы, которые, не выполняя другой функции, оказываются регуляторами обмена веществ в тканях.

Эта точка зрения, возникшая на основе клинических наблюдений, подверглась во второй половине прошлого столетия тщательной проверке в некоторых лабораториях — физиологических и патологических. Результатом этих специальных исследований явилось отрицание существования трофической иннервации.

Однако отрицание существования специальной трофической иннервации не могло исключить факта трофического влияния нервной системы. Клиника продолжала обнаруживать бесконечно большое число все новых и новых фактов, свидетельствовавших о том, что при поражениях центральной или периферической нервной системы в тех или иных отделах организма наступают значительные расстройства, значительные болезненные процессы. Эти расстройства продолжали и продолжают называть трофическими, так как их нельзя представить себе иначе, чем результат каких-то нарушений питания в тканях и органах.

---

[1] Публичная лекция, прочитанная 3 января 1948 г. на заседании Ленинградского отделения Всесоюзного общества по распространению политических и научных знаний. Публикуется впервые. (*Ред.*).

Следовательно, изменение взглядов на трофическое действие нервной системы первоначально заключалось в том, что, отказавшись от признания специальных трофических нервов, исключительно ведающих регуляцией обмена в тканях и органах, перешли на признание трофической роли тех нервов, которые выполняют еще какие-нибудь другие специальные функции.

Постепенно взгляд на этот вопрос менялся, претерпевал целый ряд превращений. Сегодня мне хочется познакомить вас с тем состоянием вопроса, которое установилось в последние годы.

Нужно отметить, что если первоначально понятие о трофической роли нервной системы, о трофическом действии нервной системы преимущественно складывалось на основе патологических данных, на тех или иных трофических нарушениях при поражении различных отделов нервной системы, то сейчас мы обнаруживаем трофическое влияние нервной системы в чисто физиологических условиях и считаем его таким же обычным физиологическим действием, как все другие эффекты нервной системы.

Прежде всего нам нужно договориться относительно того, по каким критериям можно судить о трофическом влиянии нервной системы в нормальных физиологических условиях; затем — какие именно нервные пути являются проводниками этого влияния. Нам еще предстоит решить вопрос, какие проводники, те же ли самые или другие, проводят импульсы, вызывающие патологические трофические расстройства в тканях. И в этом случае опять-таки придется говорить о критериях, позволяющих судить о механизмах, которые могут иметь место и маскировать влияние трофической нервной системы, и, наконец, о специальных отделах и путях в центральной нервной системе, которые с этим патологическим и трофическим действием связаны.

В то время как у врачей складывалось представление о существовании специальных трофических волокон, при экспериментальной проверке возникло, как я говорил, обратное представление — представление о том, что никаких специальных трофических нервов не существует. Как я неоднократно уже отмечал в своих выступлениях, это отрицательное заключение явилось как бы следствием ряда успехов в экспериментальной медицине и в экспериментальной биологии.

Именно тот период, когда усиленно занимались проверкой трофического действия нервной системы и существования трофических нервов, ознаменовался рядом больших достижений в биологической и медицинской науках, которые, как это часто бывает, замаскировали целый ряд бесспорных фактов и заставили отказаться от прежних предположений, прежних теорий.

Вторая половина прошлого столетия ознаменовалась прежде всего открытием патогенных микроорганизмов — микроорганизмов, которые вызывают те или иные патологические процессы в организме, в частности различные воспалительные и нагноительные процессы в тканях.

Во-вторых, этот период ознаменовался открытием сосудодвигательных (сосудосуживающих и сосудорасширяющих) нервов, которое дало возможность объяснить целый ряд регуляций обмена веществ и отклонений обмена веществ от нормы изменениями кровоснабжения. Следовательно, в физиологических условиях за счет деятельности сосудосуживающих и сосудорасширяющих нервов можно понять, по крайней мере до известной степени, регуляцию обмена веществ, нормального, физиологического; при каком-либо поражении сосудодвигательных нервов, при параличе сосудосуживающих или сосудорасширяющих нервов или, на-

оборот, при ирритации этих нервов можно представить себе как результат этого возникновение различных отклонений в нормальном течении обмена веществ.

Наконец, третье важное открытие заключалось в том, что при анализе роли отдельных частей периферической нервной системы и стоящих в связи с ними центральных нервных образований были установлены определенные взаимоотношения. Была выяснена роль отдельных периферических нервов в иннервации тех или иных областей тела, были выяснены проводники моторных и секреторных эффектов в центробежных и сосудистых нервах, в центростремительных нервах были обнаружены нервные волокна, иннервирующие те или иные участки тела и обеспечивающие этим участкам различные виды чувствительности, в том числе и болевой.

Естественно, что в результате этих трех открытий явилось предположение, достаточно хорошо обоснованное, что различного рода трофические расстройства в тех или иных тканях (в костях, в ногтях, в кожной поверхности) могут объясняться тем, что при повреждении соответствующего нерва этот участок лишается чувствительности, в частности лишается болевой чувствительности, которая является сигналом повреждения и ограждает организм от всяких дальнейших вредоносных моментов. Затем наступают нарушения кровообращения, к которым присоединяется инфекция, в результате чего возникает тот или иной патологический процесс, нагноение, носящее характер трофического нарушения и ничего общего не имеющее со специальными трофическими импульсами.

Также во второй половине прошлого столетия, в 80-х годах, одновременно в Англии Гаскелл и в Петербурге И. П. Павлов снова заговорили о трофической функции нервной системы.

Изучая влияние центробежных нервов на сердце, изучая ставшие известными уже до них ускоряющие и замедляющие, усиливающие и ослабляющие импульсы, которые приносятся к сердцу по блуждающим и симпатическим нервам, при дальнейшем, более углубленном анализе они пришли к заключению, что эти влияния нельзя аналогизировать с влияниями моторных нервов. Что эти импульсы нельзя ставить в связь и в параллель с теми, которые заставляют покоящуюся мышцу переходить к сокращению. Что здесь речь идет об автоматической работе, о работе, основанной на действии периферических факторов, местных факторов, физических или химических, и что эта автоматическая деятельность только регулируется со стороны центробежных нервов. И, что, следовательно, это влияние регулирующих нервов нужно понять как влияние на основные жизненные свойства, на основные функциональные свойства тканей сердца.

Эти взгляды были совершенно четко высказаны обоими исследователями независимо друг от друга на основании исследований, проведенных Гаскеллом на холоднокровных животных, а И. П. Павловым на теплокровных животных, млекопитающих.

В начале нынешнего столетия, в 1920—1921 гг., опять-таки одновременно появились сообщения тех же двух авторов. Гаскелл, давая сводку своих многолетних опытов и исследований в области вегетативной нервной системы, уже совершенно определенно и категорически высказался за то, что регулирующие влияния блуждающего и симпатического нервов на сердце нужно рассматривать как трофические влияния. Наряду с этим он допустил, что вообще, может быть, влияние вегетативной нервной системы на различные органы является аналогичным действию блуждающего и симпатического нервов на сердце и, следовательно, тро-

фический характер воздействий может быть характерен именно для вегетативной нервной системы.

И. П. Павлов, подводя итог многолетним своим наблюдениям над оперированными различным образом животными, в специальной речи, посвященной проф. А. А. Нечаеву, совершенно категорически утверждал, что наряду с так называемыми функциональными нервами, типичным представителем которых является моторный нерв скелетной мускулатуры, и наряду с сосудодвигательными нервами, сосудосуживающими или сосудорасширяющими, нужно признать универсальное распространение трофических нервов — нервов, которые управляют интимным обменом веществ, тончайшими взаимоотношениями между тканями и окружающей клеточные элементы средой. Он предложил классификацию всех нервных приборов, согласно которой они делятся на функциональные, вызывающие непосредственные эффекты — переход от покоя к работе, на сосудодвигательные, регулирующие приток крови и через приток крови регулирующие обмен веществ, и специальные трофические, которые, управляя интимным обменом веществ, изменяют функциональные свойства и таким образом подготовляют орган к выполнению той или иной функции.

На основе этих соображений и на основе еще целого ряда других физиологических обоснований мы пришли к предположению, что не только действие центробежных нервов сердца, но и центробежных нервов всех видов гладкой мускулатуры и железистой ткани нужно рассматривать как трофическое влияние, в том понимании, какое вложили в это понятие И. П. Павлов и Гаскелл. И, действительно, вся гладкая мускулатура различных органов и тканей работает так же, как и сердечная мускулатура, работает автоматически, может производить очень сложную координированную работу без всякого участия центробежных нервов. Однако всегда и везде обнаруживается существование центробежных нервов двоякого происхождения — либо симпатических, либо парасимпатических, которые оказывают регулирующее влияние на автоматическую деятельность, меняют ее в сторону усиления или ослабления.

Отсюда возникло дальнейшее предположение, что, может быть, и поперечнополосатая скелетная мускулатура, обладающая хорошо выраженными функциональными или пусковыми моторными нервами, может обладать, наряду с этим, и регулирующей иннервацией трофического типа, т. е. совершенно аналогичной той, которая встречается в случае сердечной мускулатуры и в случае гладких мышц.

Специально проведенные в этом направлении исследования в наших ленинградских лабораториях показали, что, действительно, симпатическая нервная система оказывает специальное, своеобразное влияние на поперечнополосатую скелетную мышцу — влияние, которое никогда не выражается в форме возникновения того или иного типа двигательных эффектов, никогда не вызывает сокращения, напряжения мышцы, а вместе с тем отражается на тех сокращениях, которые вызваны моторными нервами.

Это наше представление, обоснованное большим количеством полученных разнообразными путями и разнообразных по существу фактов, стоит в полном противоречии с представлениями, возникшими в зарубежной физиологии. Многие авторы допускали, что со стороны симпатической нервной системы можно ожидать влияний на поперечнополосатую мускулатуру в форме вызова тонических сокращений. Как вам хорошо известно, в поперечнополосатых мышцах имеют место двоякого рода моторные эффекты: с одной стороны, одиночные, быстрые вздрагивания,

которые при частом повторении наслаиваются друг на друга и приводят к возникновению так называемых тетанусов, тетанических сокращений, суммированных одиночных сокращений, быстро возникающих и быстро обрывающихся, и наряду с этим, с другой стороны, сокращения чрезвычайно медленные и длительные, ведущие к тому, что мышца может минутами, а иногда и часами, сохранять известную степень укороченности и напряжения и, таким образом, обеспечивает организму удержание той или иной позы, того или иного положения в пространстве.

Когда морфологами были впервые описаны вторичные, так называемые акцессорные, нервные аппараты в поперечнополосатых мышцах и явилось основание думать, что эти акцессорные аппараты принадлежат симпатической нервной системе, то некоторыми авторами было высказано предположение, что тонические сокращения возникают под влиянием симпатической акцессорной иннервации, тогда как моторная иннервация вызывает быстрые вздрагивания и слагающиеся из них тетанусы.

Мы с самого начала отказались от этой точки зрения и допустили иное. Мы считали, что все моторные эффекты, как фазические, так и тонические, вызываются моторными нервами, а со стороны симпатической нервной системы можно ожидать влияний такого же порядка, какой обнаруживается в случае влияний симпатических и блуждающих нервов на сердечную и гладкую мускулатуру.

И, действительно, целый ряд специально проведенных опытов позволил нам убедиться в том, что со стороны симпатической нервной системы осуществляется регуляция функциональных свойств поперечнополосатой мускулатуры. Именно, путем раздражения симпатических нервов могут быть вызваны изменения в порогах возбудимости поперечнополосатых мышц и их двигательных нервов; могут быть вызваны изменения хронаксии (т. е. изменения временной характеристики возбудительного процесса), изменения длительности сокращений, изменения того напряжения, которое создается действием моторного нерва, и, — что особенно важно, — были обнаружены изменения физических свойств мышечной ткани и изменения происходящих в ней химических процессов.

Надо сказать, что вопрос о влиянии симпатических нервов на поперечнополосатую мышцу — старый вопрос в физиологии. Наличие такого влияния — один из первых фактов, установленных нами и сделавших наши первоначальные предположения о трофическом влиянии симпатической нервной системы на поперечнополосатую мышцу более или менее обоснованными. Мы обнаружили это трофическое влияние раньше, чем получили доказательства ее влияния на функциональные свойства.

Также давно в физиологии стоял вопрос о том, где в организме осуществляется та непрерывная, постоянная выработка тепла, которая обеспечивает теплокровным животным удержание температуры тела на постоянном высоком уровне и которая составляет основу так называемой химической терморегуляции. И в этом отношении в физиологии уже давно накопился ряд противоречивых фактов, который заставлял представителей различных школ относить это теплообразование за счет различных частей организма. Одни предполагали, что основное теплопроизводство происходит в мышечной ткани, другие считали, что оно осуществляется в печени и других больших железах нашего организма. Для тех, кто признавал главным источником теплообразования мышцы, основное противоречие заключалось в том, что влияние так называемого теплового укола — поражения определенной области мозга, сопровождающегося быстрым и значительным повышением температуры, можно было различными способами выключить, но при этом оказывалось, что и при

выключении моторных нервов путем применения яда кураре, который нарушает передачу возбуждения с моторных нервов на поперечнополосатые мышцы, тепловой укол оставался действенным. Отсюда предположили, что мышцы здесь ни при чем, тепловой укол может вызвать повышение температуры в организме при полном параличе двигательной мускулатуры, следовательно, нужно теплопроизводство отнести к внутренним органам, к железам.

Наряду с этим перерезка спинного мозга на различных уровнях дает различный эффект. Если перерезка производится ниже грудной области мозга, где-либо в поясничном отделе, то укол, произведенный в определенном участке головного мозга, сопровождается повышением температуры. Если перерезка произведена на границе между шейной и грудной частями спинного мозга, то тепловой укол не вызывает никакого эффекта. Так как при этом мускулатура всей передней половины тела с ее моторными нервами оказывается сохраненной, а тепловой укол перестает действовать, то это также истолковывалось как доказательство того, что теплопроизводство осуществляется, очевидно, во внутренних органах, а не в мускулатуре.

Этому мы противопоставили совсем другое объяснение. Совершенно верно, что при кураризации должно выключиться действие моторных нервов, но при этом не должно выключиться действие симпатических нервов, если они имеют отношение к химическим процессам в организме. Если перерезать спинной мозг на указанных мною двух уровнях, то в одном случае, при перерезке в поясничной области, область верхних симпатических нервов, область выхода симпатических нервов из спинного мозга, остается связанной с головным мозгом, следовательно, укол может через симпатическую нервную систему действовать и на железы, и на мышцы, к которым идут симпатические волокна. Если перерезать спинной мозг на границе между шейной и грудной частью, то отключается вся симпатическая нервная система от той области, которой нанесен укол, следовательно, выпадение теплообразования в ответ на тепловой укол в этом случае не является доказательством того, что тепло продуцируется только в железах, потому что оно могло бы создаваться и влиянием на симпатическую нервную систему через нервные волокна.

Когда такое предположение возникло, мы, я и А. В. Тонких, осуществили большое число опытов, прооперировали большое число животных, у которых постарались, не производя никаких переделок в центральной нервной системе, выключить периферическую симпатическую нервную систему путем экстирпации подавляющего большинства узлов симпатической нервной системы. И, действительно, нам удалось показать, что при такой, возможно полной экстирпации симпатических путей тепловой укол оказывал ничтожно малое влияние.

Таким путем мы пришли к заключению, что теплообразование при тепловом уколе осуществляется через посредство симпатической нервной системы, путем ее влияния на поперечнополосатые мышцы.

Мы провели специальные опыты, которые позволили нам судить об изменении функциональных свойств поперечнополосатой мускулатуры. Были обнаружены изменения порога возбудимости и хронаксии, затем были установлены изменения физических свойств, изменения электропроводности мышечных тканей и упруго-вязких свойств.

Исследования, касающиеся функциональных свойств (порогов возбудимости, способности производить сокращения) были проведены в первую очередь А. Г. Гинецинским, который установил способность симпатической нервной системы при раздражении ее на различных

уровнях — в периферических частях, в спинном мозгу и на еще более высоких уровнях — как при электрическом, так и при химическом раздражении вызывать восстановление работоспособности утомленной мышцы.

В. В. Стрельцовым были показаны изменения порогов возбудимости, М. Б. Тетяевой и Ц. Л. Янковской — изменения хронаксии, а наряду с этим А. В. Лебединским были обнаружены изменения электропроводности (как омического, так и емкостного сопротивления) мышечной ткани. А. В. Лебединским и Н. И. Михельсон были обнаружены изменения упруго-вязких свойств мышцы.

Параллельно с этим шли исследования различных химических процессов в мышце. Покойным Г. И. Степановым, мною и А. Н. Крестовниковым были обнаружены изменения, касающиеся поглощения кислорода и окислительных процессов в тканях. Г. И. Степанов установил это при помощи прижизненной окраски метиленовой синью, я — путем установления изменений в поглощении кислорода в специальном респирационном аппарате, А. Н. Крестовников, — применяя метод Тунберга на измельченных, размолотых мышцах.

Во всех этих опытах выступил факт изменения окислительных процессов под влиянием симпатической нервной системы, что вполне гармонировало с фактом, касающимся влияния на теплообразование.

А. А. Ющенко и К. И. Кунстман, независимо друг от друга, в различных сериях опытов показали, что влияние симпатической нервной системы отражается на теплопроизводстве нормальной, покоящейся мышцы и может сказываться на том размере теплопроизводства, которое сопровождает развитие мышечного напряжения, причем отношение между количеством энергии, превращающимся в тепло при мышечном напряжении, изменяется в сторону экономии при раздражении симпатических нервов. Если раздражать моторный нерв, то в этом случае напряжение мышцы, ее сокращение всегда обусловливается действием моторного нерва, но напряжение и теплообразование, развиваемые при этом, увеличиваются, если этому сопутствует раздражение симпатических нервов. Хотя вместе с повышением напряжения повышается и теплопроизводство, но отношение между энергией теплообразования и энергией напряжения оказывается измененным.

Наконец, чрезвычайно важный ряд исследований был проведен Е. М. Крепсом и группой его сотрудников, которым удалось установить чрезвычайно важный факт, а именно — изменение буферных свойств мышцы под влиянием симпатической нервной системы. Анализ тех буферных материалов, которые при этом оказывались измененными, заставил остановиться на предположении, что речь может идти об изменении или углекислого, или фосфатного буфера. Специальные химические исследования, проведенные при помощи биохимических методов, показали изменение содержания именно фосфорных фракций и, даже еще точнее, именно той фосфорной фракции, которая, по современным нашим представлениям, непосредственно связана с активностью мышечной ткани.

Таким образом, целым рядом доказательств было обнаружено, что волокна симпатической нервной системы оказывают специальные влияния на поперечнополосатые мышцы. Влияния эти носят трофический характер, потому что изменяют физическое состояние мышечной ткани (ее электропроводность, упруго-вязкие свойства и т. д.), изменяют протекание в ней основных химических процессов (в первую очередь фосфорного обмена, а затем и окислительных процессов, от чего зависит и размер теплопроизводства и коэффициент полезного механического эффекта).

Симпатическая нервная система участвует в химической регуляции организма путем повышения теплообразования в покоящихся мышцах.

Одним из важных доказательств явились и исследования В. В. Стрельцова, касавшиеся окоченения умирающей мышцы. Было показано, что наступление трупного окоченения резко усиливается во всех случаях, когда производится раздражение симпатической нервной системы на периферии, в особенности когда раздражается гипоталамическая область, являющаяся высшим центром симпатической нервной системы.

Итак, огромный ряд фактов привел нас к убеждению, что со стороны симпатической нервной системы на скелетную мышечную ткань осуществляются специальные воздействия, которые касаются физического состояния и химических процессов, разыгрывающихся в мышечной ткани, и находят себе внешнее проявление, с одной стороны, в усилении теплообразования, в экономии мышечной энергии, с другой стороны, в изменении ее функциональных свойств, возбудимости.

Дальнейшие исследования показали, что аналогичные влияния (сказывающиеся в изменении именно функциональных свойств) симпатическая нервная система оказывает на моторные и на сенсорные нервы, на органы чувств и на все без исключения отделы центральной нервной системы.

На основании всего этого, мы пришли к заключению, что симпатическая нервная система, как известно, универсально распространяющаяся в организме, имеет и не менее универсальное значение. Она обладает универсальным адаптационно-трофическим действием. Мы применяем теперь это сложное обозначение, не говорим только — трофическое влияние, а говорим — а д а п т а ц и о н н о-т р о ф и ч е с к о е, потому что этим хотим подчеркнуть две различные стороны этого влияния, хотя интимно и связанные друг с другом. Именно, под трофическим действием мы понимаем влияние на физическое состояние и на течение химических процессов, а под адаптационным — влияние на возбудимость, на хронаксию и на другие функциональные показатели мышечной или нервной ткани.

Как вы видите, в полном согласии с двумя корифеями физиологической науки — И. П. Павловым и Гаскеллом — нам удалось показать, что трофическое влияние нервной системы не следует непременно связывать с какими-либо патологическими процессами, что независимо от того, играют ли нервы роль в патологии или нет, определенные отделы нервной системы по специальным проводникам, по симпатическим волокнам, в нормальных физиологических условиях участвуют в регуляции химических процессов в органах и определяют собой как ход химических реакций, так и физическое состояние мышц и тканей.

Таким образом, из области патологии учение о трофической нервной системе было переведено на чисто физиологическую почву. Трофическое влияние нервной системы мы сейчас рассматриваем как существеннейшую сторону нормальных физиологических процессов.

В последнее время у нас начал накапливаться материал, который подтверждает наше первоначальное предположение о механизме влияния адаптационно-трофических волокон. Еще в первых наших работах в этом направлении, выполненных А. Г. Гинецинским и касавшихся повышения работоспособности утомленной мышцы, была высказана мысль, что, может быть, это влияние осуществляется посредством воздействия на мышечные ферменты. К сожалению, при том уровне химических знаний и химической техники, которыми мы располагали тогда, мы не могли приступить к проверке этого положения, а мои попытки найти поддержку со стороны биохимиков, занимавшихся ферментативным процессом, не встретили сочувствия. Вопрос этот оказался отложенным на многие годы.

Но сейчас у нас уже есть факты, свидетельствующие о том, что если не всецело, то во всяком случае до известной степени это влияние симпатической нервной системы может быть связано с влиянием на активность различного рода ферментов. В этом отношении имеются уже определенные данные, касающиеся одного из дыхательных ферментов — угольной ангидразы, полученные в работах Е. М. Крепса и его сотрудников, а также совершенно четкие и определенные данные, полученные в работах Г. И. Цобкалло относительно ферментативных систем, связанных со свертыванием крови.

Эта регуляция ферментативной активности тканей, конечно, может вторично вести к тем химическим изменениям, о которых я вам только что докладывал, а в связи с ними могут быть и физико-химические и физические процессы.

Следующий этап работы заставил нас задуматься над тем, в каком же отношении эти адаптационно-трофические влияния симпатической нервной системы стоят к тем трофическим нарушениям, которые наблюдала клиника и которые заставили клинических врачей прийти к предположению о существовании специальных трофических нервов. Надо сказать, что ни в клинических, ни в лабораторных наблюдениях никогда не удается увидеть, чтобы то или иное поражение симпатической нервной системы сопровождалось какими-нибудь трофическими эффектами. Как раз именно поражение симпатической нервной системы, полная экстирпация симпатической нервной системы проходит внешне совершенно бесследно, и нужны специальные методы исследования, для того чтобы констатировать те изменения, о которых я вам говорил. А между тем при поражении периферических нервов мы видим грубейшие трофические расстройства, которые бросаются в глаза не только врачу, но и самому пациенту и всем окружающим (распад ногтей, разрастание роговой ткани, нарушение потоотделения, сплошь и рядом гангренозное омертвение тканей, выпадение волос, образование местных плешей, нарушение пигментации и т. д.).

Следовательно, эти патологические трофические расстройства, возникающие в тканях при повреждении тех или иных отделов центральной нервной системы или периферических нервов, нужно отнести за счет каких-то других проводников, а не симпатических волокон. И в этом отношении, действительно, и старые наблюдения, и наблюдения последних лет заставляют относить эти грубые трофические нарушения не за счет симпатических, а так называемых соматических нервов. При этом прежде всего приходится говорить о тех трофических влияниях, которые осуществляются по волокнам передних корешков спинномозговых нервов или по аналогичным им черепным нервам, по нервам моторным для поперечнополосатых мышц.

Всем хорошо известно, что перерезка моторного нерва через очень короткое время приводит к существенным нарушениям не только функционального состояния мышц (мышцы оказываются парализованными, хотя сохраняют в первое время свою былую возбудимость), но и к определенным атрофическим и дегенеративным изменениям, ведущим к почти полной атрофии мышцы. Из этого следует, что для сохранения нормальной поперечнополосатой мышцы необходимы какие-то импульсы, приходящие именно по моторным нервам. Мы можем перерезать чувствительные нервы мышцы, перерезать симпатические нервы, идущие к ней, но сохранить моторный нерв, и никакой атрофии в мышечной ткани при этих условиях не наблюдается, но мы можем сохранить чувствительные нервы и симпатическую иннервацию и перерезать только передние корешки или соответствующие им черепные нервы, выключить моторную иннервацию, и уже

через 5—6 дней, а в некоторых мышцах и раньше, можно констатировать существенные изменения функциональных свойств, вслед за которыми наступают явные трофические нарушения, приводящие в конце концов к исчезновению мышцы.

Следовательно, мы должны допустить, что наряду с адаптационно-трофическими влияниями симпатических нервов существуют еще и периферические влияния моторных нервов, которые обусловливают не только пусковой эффект, эффект мышечного сокращения, но обеспечивают еще и сохранность мышечной ткани, ее способность существовать и действовать. Вместе с этим те грубые изменения в кожных покровах, в волосистой части, в ногтях и в костной системе, которые констатирует клиника при поражениях центральной нервной системы, оказываются обычно связанными с поражением заднекорешковых элементов, т. е. тех элементов, которые являются проводниками чувствительности. В частности, поражение самих задних корешков и спинальных ганглиев, в которых расположены клеточные тела чувствительных нейронов, особенно резко ведет к возникновению периферических трофических изъязвлений, трофических нарушений. В результате этого и возникло предположение, что в случаях подобных нарушений речь идет именно о потере чувствительности. Но оказывается, что мы можем наблюдать определенные трофические поражения на периферии при условии, когда чувствительность не только не потеряна, но является даже экзальтированной. Патологические процессы в спинальных ганглиях сопровождаются чрезвычайно резким повышением их возбудимости, ведущим к нестерпимым болям, к явлениям зуда и другим нарушениям чувствительности; одновременно с этим в совершенно отчетливой форме выступают резкие трофические расстройства.

В этом отношении был накоплен большой ряд фактов здесь в Ленинграде, с одной стороны, А. В. Лебединским и группой его сотрудников, с другой стороны, Н. В. Бекаури, которая начала свою работу тоже под руководством А. В. Лебединского, а затем продолжала ее самостоятельно. Результаты обеих групп исследований приводят к заключению, что, во-первых, резчайшие трофические расстройства в периферических органах можно выявить и при условии, когда исключена возможность инфекции, и когда исключены расстройства кровообращения. Так, эти расстройства могут быть вызваны в таких органах, где кровообращение вообще и не существует, как в роговице глаза. Во-вторых, имеются определенные основания для того, чтобы думать, что резкие трофические нарушения, наблюдающиеся в клинике и экспериментально вызываемые в лаборатории, представляют собой результат не выключения, а ирригации, раздражения заднекорешковых нервных элементов или аналогичных им элементов центральной нервной системы.

Таким образом, нам приходится трофические влияния нервной системы разложить на три категории: категорию нормальных адаптационно-трофических влияний, осуществляющих регуляцию обмена в нормальных физиологических условиях (поддерживающих тот или иной уровень возбудимости, способных переключить возбудимую ткань с одного уровня возбудимости и функциональной пригодности на другой уровень, стабилизирующих, удерживающих эти колебания в определенных нормальных физиологических рамках); категорию трофических влияний, выражающихся в поддержании жизнеспособности мышечной ткани со стороны моторных нервов (следовательно, параллельное трофическое и функциональное или пусковое действие их) и третью категорию трофических влияний, направленных на определенное удержание трофики в нормальном состоянии через посредство задних корешков.

Относительно третьей категории трофических влияний встает вопрос: в чем же тут дело, что эти задние корешки представляют собой только проводники чувствительности, которые от периферических рецепторов проводят импульсы в центральную нервную систему, или они оказывают еще какие-нибудь влияния?

Как вы знаете, еще в 90-х годах прошлого столетия был установлен поразительный, парадоксальный факт, что сосудорасширяющие влияния на кровеносные сосуды осуществляются по заднекорешковым волокнам. В связи с этим в Англии возникло представление об антидромном проведении возбуждения в нервах и в заднекорешковых волокнах. Этот термин — «антидромное проведение» — был принят английскими физиологами Дэвисом и Ленгли. Надо сказать, что этому предшествовал очень длительный спор в старой физиологии, в физиологии середины прошлого столетия, которая долго билась над вопросом о том, могут ли нервные волокна передавать возбуждения в обоих направлениях или они обладают односторонней проводимостью. Десятки работ были посвящены вопросу о двухсторонней или односторонней проводимости в нервном волокне, пока нашим соотечественником, профессором гистологии Московского университета А. И. Бабухиным, не было представлено классическое доказательство двухсторонней проводимости нервного волокна.

Этот вопрос, вопрос кардинальной важности, был блестяще разрешен Бабухиным на толстом, длинном осевом цилиндре, исходящем из единой нервной клетки, расположенной в продолговатом мозгу электрического сома и иннервирующей так называемый электрический орган этой рыбы. На этом объекте Бабухин с бесспорностью доказал способность нервных волокон передавать возбуждение в обоих направлениях. Отсюда явилась мысль о возможности антидромного проведения в заднекорешковых волокнах спинальных нервов, т. е. о том, что эти волокна проводят импульсы в обратном направлении — от центра к периферии — и оказывают влияние на сосуды, вызывая в них расширение, дилатацию.

За последние годы, непосредственно перед войной, покойному моему сотруднику В. Р. Сонину удалось обнаружить, что наряду с этими сосудорасширяющими влияниями задние корешки путем антидромного проведения осуществляют целый ряд существенных сдвигов в функциональных свойствах и в трофике поперечнополосатых мышц.

Следовательно, мы имеем в этом антидромном проведении обоснование и той грубой трофики, того грубого нарушения трофики, которое при условиях очень сильной ирритации этих нервов сопровождается резкими периферическими нарушениями, привлекавшими к себе когда-то внимание клиницистов.

Однако в последнее время появились некоторые основания думать, что это трофическое влияние заднекорешковых волокон есть результат определенной химической продукции, которая связана с возбуждением этих нервных элементов.

Как вы знаете, в настоящее время принято и общераспространено представление о том, что различного рода нервные элементы передают свое влияние на те или иные рабочие органы с помощью так называемых химических посредников, или химических медиаторов. Эти медиаторы, по предположению некоторых, возникают в самих нервных волокнах и передаются в рабочую ткань; по другому, более вероятному и правильному предположению, они возникают в самих рабочих органах под влиянием импульсов, пришедших по нерву.

В отношении поперечнополосатых мышц А. Г. Гинецинским и его сотрудниками доказано, что возникновение медиатора, именно ацетилхо-

лина, осуществляется в самой мышечной ткани. Как обстоит дело в других случаях, мы пока не знаем.

По характеру возникающих медиаторов приходится делить известные нам в настоящее время нервы на три категории: на холинэргические, адренэргические и гистаминэргические. Поперечнополосатые мышцы получают моторную иннервацию в виде холинэргических нервов, передача возбуждения осуществляется через ацетилхолин. Подавляющее большинство симпатических волокон является адренэргическим; они осуществляют передачу посредством химических агентов, близких по своему строению и свойствам к адреналину (это различного рода симпатины), и потому называются адренэргическими. Волокна парасимпатической нервной системы являются также холинэргическими. Холинэргический механизм передачи был впервые обнаружен в парасимпатической нервной системе, а потом уже перенесен на соматическую иннервацию. Что касается заднекорешковых волокон, в частности волокон, связанных с болевой чувствительностью, то в них констатировано, в периферических рецепторах и окружающих их тканях, возникновение гистамина или гистаминоподобных веществ. Поэтому есть основания думать, что при слишком большой продукции гистамина или при несоответствии между количеством образующегося гистамина и скоростью его разрушения возникают те трофические расстройства, которые носят грубый, видимый характер и легко доступны для простого клинического наблюдения.

Следующий вопрос, на котором мне хотелось остановиться в сегодняшней лекции, относится к функциям центральной нервной системы. Отчасти он связан с тем предметом, который я постарался вам вкратце осветить в первой половине лекции.

Вопрос этот таков: какие отделы центральной нервной системы замешаны в трофических влияниях, осуществляющихся посредством тех трех родов нервных волокон, о которых я вам только что докладывал, и каковы при этом взаимодействия между различными отделами центральной нервной системы?

В этом отношении сейчас имеется большой ряд наблюдений и твердо установленных фактов, целый ряд отдельных представлений и взглядов различных школ, которые мало между собой связаны. Между тем сопоставление этих фактов и установление определенных отношений между представлениями различных школ несомненно будет одним из важных факторов нашего дальнейшего продвижения, наших научных успехов.

Я напомню вам некоторые исторические моменты. Как вы знаете, И. М. Сеченов, считающийся родоначальником и отцом русской физиологии, определивший своими исследованиями дальнейший ход роста русской физиологии и советской современной физиологии, прославился тем, что впервые представил доказательство существования тормозных явлений в центральной нервной системе. Если помните, братья Вебер установили факт тормозного влияния блуждающего нерва на сердце лягушки. То регулирующее влияние, о котором в начале лекции мне пришлось сегодня говорить, — задержка деятельности сердца, замедление его ритма, ослабление сердечных сокращений, в конце концов, при известной интенсивности действия, остановка сердца, — вызывалось у лягушки раздражением периферического конца блуждающего нерва.

Надо вам сказать, для того чтобы соблюсти историческую истину, что этому открытию братьев Вебер за несколько лет до него предшествовала работа юрьевского профессора физиологии Фольтмана, который при раздражении того же периферического конца блуждающего нерва у лягушки натолкнулся на своеобразное явление — он получал замедление сердеч-

ного ритма, которое затем сопровождалось учащением, и ослабление сердечных сокращений, которое затем переходило в их усиление. В некоторых случаях он получал только учащение сердечной деятельности, а в некоторых — только одну фазу замедления.

Когда он эти факты описал, то его работа вызвала очень ироническое отношение к себе, большинство физиологов отнеслось с сомнением к его фактам. Как это может быть, чтобы один и тот же нерв вызывал то ускорение, то замедление сердечного ритма, чтобы он в одном и том же опыте вызывал сначала замедление, потом ускорение? Эти факты показались настолько парадоксальными, что отношение к ним было совершенно отрицательное, и имя Фольтмана было почти совсем забыто. И только примерно через 6—8 лет после него были установлены тормозные влияния блуждающего нерва и также на сердце лягушки.

Эта разница в фактической стороне объясняется двумя моментами: во-первых, тем, что промежуток в 6 или 8 лет в то время играл очень большую роль в смысле техники раздражения. Фольтман пользовался постоянным током и в технически очень примитивных условиях воздействовал на нерв, а братья Вебер уже имели возможность пользоваться более адекватными формами раздражения; а во-вторых, по-видимому, они работали в различные сезоны, когда отношение между возбудимостью симпатических и парасимпатических волокон оказывается неодинаковым.

Уже значительно позже, если я не ошибаюсь, Гаскелл вскрыл причины этого недоразумения, показав, что волокна симпатической нервной системы, являющиеся ускорителями и усилителями сердечной деятельности, у лягушки поднимаются вдоль позвоночника до того отверстия, из которого выходит блуждающий нерв; они проходят длинный путь, ложатся на блуждающий нерв у места его выхода из черепа и вместе с ним спускаются к сердцу. Таким образом, блуждающий нерв лягушки является вагосимпатическим нервом; он несет в себе всю массу парасимпатических, бульбарного происхождения волокон, оказывающих на сердце тормозящее влияние, и весь тот пучок симпатических волокон, который вышел из спинного мозга, проделал эту петлю и спускается вместе с волокнами блуждающего нерва к сердцу, чтобы вызывать в нем усиление и учащение сокращений. Само собой понятно, что, воздействуя токами различной силы и различного ритма или постоянным и прерывистым током, вы создаете условия более благоприятные для раздражения тех или других волокон и можете получить или только тормозное, или только возбуждающее влияние, или и то, и другое в определенных фазовых соотношениях.

Кроме того, впоследствии стало известно, что, в зависимости от сезона и от сезонного питания лягушек, меняется и солевой состав их крови, и содержание сахара, и содержание гликогена в тканях, в частности в сердечной мышце. Все эти изменения в конце концов приводят к тому, что влияние симпатических и парасимпатических волокон оказывается в неодинаково благоприятных условиях.

Эти факты тормозного влияния на сердце заставили И. М. Сеченова, так же как и некоторых других авторов, задуматься над тем, нельзя ли обнаружить явления торможения в центральной нервной системе и нельзя ли некоторые формы деятельности животных, осуществляющиеся через посредство центральной нервной системы, понять с точки зрения одновременного участия двух нервных процессов — процесса возбуждения и процесса торможения.

Хотя эта мысль мелькала у ряда исследователей, в том числе у самих братьев Вебер, однако первое фактическое доказательство этому положе-

нию было дано И. М. Сеченовым, который показал, что скорость протекания спинномозговых рефлексов может быть резко изменена в сторону замедления, если поместить кристалл поваренной соли на разрез таламической области мозга, на область зрительных чертогов. Этот факт впервые был оценен Сеченовым как доказательство существования в межуточном мозгу (в thalamus opticus) специальных, тормозящих рефлексы, центров. Он представил себе первоначально дело так, что дуга спинномозговых рефлексов проходит через спинной мозг, а из этих специальных тормозных центров идут тормозящие влияния и угнетают спинальные рефлексы.

Дальнейшие работы Сеченова заставили его самого, а также и ряд других авторов несколько изменить свои представления и сделать допущение, вполне потом оправдавшееся, что торможение не есть только следствие влияний строго определенных, специально тормозящих центров, а представляет собой очень распространенное явление; что в любом отделе центральной нервной системы можно допустить возникновение как явлений возбуждения, так и явлений торможения и что из взаимодействия этих процессов в конце концов складывается та или иная картина координированных деятельностей, координированных актов.

Эти взгляды И. М. Сеченова нашли себе очень широкое распространение. Особенно много было сделано в отношении выяснения роли тормозных процессов, их взаимодействия с возбуждением английским физиологом Шеррингтоном. Ему принадлежит утверждение, что любой координированный акт является результатом взаимодействия возбуждения и торможения, благодаря которому организм освобождается от механической борьбы антагонистических мышц на периферии, и что эта борьба антагонистических мышц заменена, очевидно, в результате сложных эволюционных превращений, взаимодействием возбуждения и торможения в центрах антагонистических мышц — флексоров и экстензоров, абдукторов и аддукторов. Эта же мысль была определенно высказана уже раньше самим И. М. Сеченовым. В дальнейшем она нашла себе отражение в работах И. П. Павлова над условнорефлекторной деятельностью и в работах А. А. Ухтомского над кортикальными эффектами. Она нашла себе известное отражение и в работах Н. Е. Введенского, учителя А. А. Ухтомского, но Н. Е. Введенский направил свое внимание больше на периферическую нервную систему и на таких простых объектах, как нервно-мышечный препарат лягушки, установил ряд чрезвычайно важных фактов, свидетельствующих об интимной связи процессов возбуждения и торможения в нервной системе.

Н. Е. Введенскому удалось показать, что целый ряд агентов, совершенно разнородных, частью физических, частью химических при определенной мере воздействия может вызвать возбуждение в нервном аппарате, в нервном волокне, но если эта мера воздействия перейдет определенные границы, если раздражения станут чрезмерно сильными, то в нерве развивается своеобразное состояние, которое он обозначил словом «парабиоз». Этот парабиоз развивается, проходя через ряд определенных стадий, определенных фаз, во время которых нервное вещество, подвергшееся воздействию, характеризуется различными функциональными свойствами, различным проявлением функциональных способностей.

Все эти переходные фазы Введенский рассматривал как развитие процесса возбуждения, которое в конце концов приобретает своеобразный характер стойкого и нераспространяющегося возбуждения и внешне выражается неспособностью нерва реагировать на вновь наносимые раз-

дражения и неспособностью нерва пропускать через себя волны возбуждения, идущие из вышележащих отделов.

Таким образом, парабиотический участок характеризуется как бы потерей основных функциональных свойств, является как бы парализованным. Но Н. Е. Введенский рассматривал это состояние, состояние, вполне обратимое, как высшую стадию возбуждения — возбуждения, принявшего своеобразный, стойкий, не колеблющийся характер.

Эти факты заставили Н. Е. Введенского провести аналогию между тремя состояниями нерва — возбуждением, торможением и состоянием наркоза, которое вызывается воздействием на нерв тех или иных наркотических веществ. Эти три категории явлений Введенский объединил друг с другом и дал им своеобразную характеристику.

Далее Н. Е. Введенский открыл чрезвычайно важное явление, состоящее в том, что при воздействии на нерв некоторых агентов изменения состояния нерва наблюдаются не только в месте приложения агента (в случае постоянного электрического тока не только на месте действия обоих его полюсов), но и на более отдаленных участках. Участок, находящийся под непосредственным воздействием постоянного тока, претерпевает изменения, выражающиеся в том, что в области анода наступает падение возбудимости, так называемое анэлектротоническое состояние, физиологический анэлектротон, или анодическая депрессия, а в области катода происходит повышение возбудимости, катодная экзальтация. При выключении постоянного тока состояния эти принимают обратный знак — в области анода депрессия сменяется экзальтацией, повышением возбудимости, в области катода экзальтация сопровождается понижением возбудимости, депрессией.

Особенно важно то, что этот старый, давно описанный и всюду демонстрировавшийся факт электротонических изменений нерва под влиянием постоянного тока Н. Е. Введенский и его сотрудники значительно развили и расширили, причем установили следующие два ряда чрезвычайно важных явлений. Изучая развитие электротонических изменений возбудимости, они показали, что речь идет не о каком-то стабильном состоянии нервного вещества в области анода и в области катода, а что и анэлектротоническая депрессия, и катэлектротоническая экзальтация представляют собой текучие явления и что от мгновения к мгновению можно обнаружить изменения функционального состояния нервного вещества. Уже в течение действия постоянного тока развившаяся сначала в области катода экзальтация постепенно ослабевает и переходит в конце концов в катодическую депрессию. Таким образом, катодическая депрессия развивается не по прекращении постоянного тока, а она находится в процессе развития уже в то время, когда действует постоянный ток. Это чрезвычайно важно тем, что доказывает, что развитие экзальтации и последовательной депрессии является как бы результатом определенных интимных процессов, определенного интимного взаимодействия элементарнейших физиологических свойств. Нельзя рассматривать эту катодическую депрессию как нечто вторичное или обратное тому, что было во время действия постоянного тока, потому что она есть реакция на саму экзальтацию — экзальтация вызывает за собою депрессию. Момент депрессии совпадает с моментом действия постоянного тока, но развитие депрессии происходит еще в то время, когда имеет место экзальтация.

Явления, открытые Введенским, дают нам возможность сопоставить их с явлениями сукцессивной индукции, которые обнаруживаются на целом ряде других объектов и приводят к возможности смены одних состояний нервной системы другими, противоположными состояниями. И в работах

И. П. Павлова на всем протяжении учения об условных рефлексах отчетливо выступает факт, что возникшее где-либо возбуждение обязательно влечет за собой развитие тормозного процесса, а развитие где-либо тормозного состояния влечет за собой развитие явлений возбуждения.

Аналогичные факты ранее были установлены в отношении органов чувств Герингом и в отношении спинальных рефлексов Шеррингтоном. Значительное добавление к данным Н. Е. Введенского в смысле развития этого учения о переходе одного процесса в другой представил и А. А. Ухтомский. Тут мы имеем картину как бы активного вызова одного состояния другим состоянием. Мы можем себе представить нервный материал как находящийся в большей или меньшей степени уравновешенности процессов возбуждения и торможения на различном их уровне.

Когда-то Геринг для своих фактов, установленных в отношении зрительного прибора, прибегнул к очень красивой аналогии, правда, относя ее к тем предполагаемым в то время явлениям ассимиляции и диссимиляции, которые он хотел положить в основу нервной деятельности. Он говорил, что можно представить себе весы, чашки которых находятся в равновесии. Но в одном случае это равновесие будет достигнуто тем, что на обе чашки весов поместят груз в 1 г, а в другом — 10 или 100 г. В обоих случаях весы будут уравновешены, оба плеча коромысла будут стоять на одном уровне, но общая нагрузка на весы будет совершенно различная. Можно в конце концов нагрузить их до такой степени, что коромысло будет сломано и весы окажутся испорченными.

То же самое можно допустить в отношении нервных процессов. Можно представить себе определенную степень возбуждения нерва, более или менее уравновешенную с противоположным состоянием. Но это может происходить на малых уровнях, и общая нагрузка на нервную систему или, употребляя выражение Ивана Петровича, общее напряжение нервного процесса будет невелико. Можно представить себе очень сильное выражение возбуждения, которое создало соответствующую степень тормозного процесса, и процессы окажутся уравновешенными, может не быть никакой внешней деятельности, но нервная система будет находиться в состоянии очень большого напряжения. Эти факты чрезвычайно важны для понимания целого ряда явлений, разыгрывающихся в нормальной и в патологической нервной системе. Явления эти, как вы знаете, обозначаются термином «последовательная индукция». И эти явления, также как и явления последовательной или сукцессивной индукции, были показаны Введенским при изучении электротонических изменений возбудимости в нерве как роковое, неизбежное следование одного процесса за другим.

Второе важное открытие, которое было сделано Н. Е. Введенским и в значительной мере сейчас может быть использовано для объяснения целого ряда патологических и нейрофизиологических явлений в нервной системе, — это учение о так называемом периэлектротоне. Н. Е. Введенский и его сотрудник Н. Я. Пэрна показали, что поодаль от места приложения анода и катода происходит изменение функциональных свойств нерва в противоположном направлении. Рядом с анодом, создавшим анодную депрессию, имеется участок нервного волокна, в котором можно констатировать экзальтацию, а рядом с катодом — участок, находящийся в состоянии депрессии, т. е. можно видеть, как изменение функционального состояния какого-то одного участка нерва влечет за собой изменение функционального состояния в других участках нерва.

И на явлениях периэлектротона Н. Е. Введенскому удалось показать, что процесс этот носит текучий характер. Что периэлектротонические явления, также как явления физиологического электротона, развиваются

фазово. Они достигают известного кульминационного пункта, затем переходят в обратную фазу, в результате чего граница между участками, находящимися в состоянии экзальтации или депрессии, может до известной степени меняться, и нейтральный пункт (пункт между двумя электродами) в процессе развития электротона перемещается в ту или другую сторону.

Опять мы с вами убеждаемся в том, что уже в простом аппарате нервного волокна могут разыгрываться чрезвычайно сложные взаимодействия, выражающиеся в изменении функциональных свойств под влиянием непосредственно действующего физического агента. Эти явления носят переменный, текучий характер, они развиваются, достигают известного максимума и вызывают появление противоположных состояний, возникающих с неодинаковой скоростью на двух полюсах постоянного тока. В результате этого мы получаем возможность наблюдать известные смещения, функциональные нарушения, функциональные изменения на коротком участке двигательного нерва.

Трудно переоценить значение этих открытий для понимания ряда процессов, которые в настоящее время обнаружены в центральной нервной системе и которые являются, так сказать, основой наших представлений о динамике нервных актов.

Явления иррадиации возбуждения, явления индукции, вызова противоположных состояний вокруг очага возбуждения или вокруг очага торможения очень хорошо были изучены И. П. Павловым при оценке им возникновения условных рефлексов, наслоения этих рефлексов друг на друга и их взаимодействия друг с другом. Одновременно с этим они тщательно изучались школой А. А. Ухтомского, который установил чрезвычайно важное понятие о доминанте. Доминанта представляет собой как бы концентрирование возбуждения, сосредоточившегося в определенных очагах нервной системы и вместе с тем окружившего себя полем отрицательной индукции, протекающей по тому же пути, по которому развиваются периэлектротонические явления.

Если допустить, что все эти сложные взаимоотношения в центральной нервной системе могут осуществляться только благодаря тому, что она состоит из различных нейронных цепей, в которых отдельные звенья связаны с синаптическими приборами, то учение Н. Е. Введенского освобождает нас в значительной степени от одних представлений о значении синапсов и от истолкований всех сложных механизмов центральной нервной системы, основанных на синаптических связях, и позволяет перейти к более пространному и широкому истолкованию тех же явлений за счет наступления парабиотических состояний со всеми их последствиями в самих нервных волокнах.

Определенные нарушения проводимости, ведущие к закрытию путей для распространения возбуждения в центральной нервной системе, могут быть результатом измененной проводимости синапсов, но могут быть и результатом измененной проводимости самих нервных волокон. Таким образом, одну и ту же результирующую картину можно представить себе основанной на двух совершенно различных механизмах. В свое время в учении Н. Е. Введенского были высказаны определенные взгляды, которые толкают нас именно на такого рода представления.

Н. Е. Введенский, создавая парабиоз в каком-нибудь участке двигательного нерва, подчеркивал, что это парабиотическое состояние характеризуется изменением лабильности нервного вещества, причем под лабильностью он подразумевал способность нерва воспроизвести определенный цикл явлений в определенный отрезок времени. Воздействуя на нерв тем

или иным физическим или химическим агентом, он местно изменял лабильность нерва. В остальных участках, по первоначальным его представлениям, лабильность могла оставаться неизмененной. На основе учения о периэлектротонических явлениях можно было даже представить себе изменение лабильности в противоположном направлении. Следовательно, можно считать, что нерв состоит из трех участков, из которых два имеют одну лабильность, а промежуточный участок имеет пониженную, измененную лабильность. Такой нерв, построенный из трех участков с неоднородной лабильностью, может рассматриваться как аналог нервно-мышечного прибора или как аналог двух нейронов, находящихся друг с другом в связи. Как в нервно-мышечном приборе можно предположить, что нерв и мышца обладают различной лабильностью, а какое-то вставочное вещество может обладать еще третьей лабильностью, так и в нерве, приводимом частично в локальное состояние парабиоза, мы встретимся опять-таки с цепью нервного вещества с различной лабильностью, и, следовательно, парабиотический участок может рассматриваться как нечто аналогичное синапсу между нервом и мышцей или между двумя нейронами.

Если это представление Н. Е. Введенского, почему-то всеми забываемое, иметь в виду, то некоторые явления распада нервной деятельности и разрыва между различными участками нервной системы, появляющегося в форме нарушения правильного течения ассоциаций или других нервных актов, можно себе представить и как результат нарушения синаптической проводимости, и как результат возникновения локальных условий, создающих парабиотические состояния в тех или других отделах дендритической или аксонной связи между нервными элементами. Это объяснение просто само собой напрашивается, когда наблюдаешь в нервно-психиатрической клинике те или иные расстройства психической деятельности. Условия для возникновения таких локальных парабиотических состояний, конечно, всегда имеются в нервной системе. Прежде всего они представлены явлениями местного отека мозгового вещества, который развивается с чрезвычайной быстротой. Коллоидное состояние нервного вещества подвержено очень большим изменениям и колебаниям. Мне и Н. И. Михельсон во время пребывания в Казани удалось, работая в этом направлении, наблюдать, как под влиянием вегетативных ядов, под влиянием раздражения симпатической нервной системы, в особенности под влиянием таких конкурентных агентов, как гистамин и ацетилхолин наступают резкие изменения в состоянии мозгового вещества. Мозговое вещество то принимает характер сплошной массы восковидной ткани со сглаженным узором мозговых извилин, то внезапно начинает уменьшаться в объеме, причем поверхность мозга покрывается буквально капельками жидкости: мозг как бы плачет или покрывается потом. Как на лице в жаркую погоду появляется пот в виде капель, так и эта жидкость выступает на поверхности мозга в виде отдельных капель.

Если дело доходит до таких макроскопических видимых явлений, развивающихся на протяжении секунд или отдельных минут на ваших глазах, то можно представить себе такие состояния и в центральной нервной системе, может быть, не так бурно и резко выраженные, но носящие локальный характер, результатом чего, конечно, могут являться и изменения функциональных свойств самих нервных волокон. Еще большие влияния могут оказывать нарушения, связанные с игрой кровеносных сосудов центральной нервной системы, с поступлением тех или иных ядов, с возникновением метаболитов в ткани.

Словом, имеется целый ряд фактов, которые позволяют думать о том, что подобного рода парабиотические изменения могут легко возникать

в отдельных частях центральной нервной системы и являться одним из поводов для измененной, так или иначе нарушенной передачи возбуждения с очага на очаг. Об этом я говорю только для того, чтобы постараться освободить мысль от чрезвычайно связывающего и стесняющего представления, которое стремится все решительно приписать синапсам и видит в синапсах единственный путь, обусловливающий тот или иной ход течения нервных процессов. Я отнюдь не хочу отрицать роль синапсов, приписываю им очень большое значение и даже уверен, что в основном именно синапсы являются теми клапанными образованиями, которые определяют направление распространения процессов в центральной нервной системе, но все-таки ограничивать свои представления только одними синаптическими связями и потерять способность представлять себе иной механизм, конечно, чрезвычайно опасно. От такой узости взглядов нужно непременно освободиться, и ни одно учение не дает нам в этом отношении так много материала, как учение Н. Е. Введенского.

Я должен обратить ваше внимание еще на одно важное обстоятельство — на то, что парабиотические состояния, вызванные одними агентами, одними воздействиями, могут быть сняты или смыты явлениями другого порядка. Особенно важно то, что парабиотические состояния, вызванные действием тех или иных химических агентов, могут быть сняты электротоном, а электротонические изменения могут быть сняты воздействием химических агентов. Это взаимодействие тоже является для нас чрезвычайно важным, потому что оно может лежать в основе тех терапевтических эффектов, которые сплошь и рядом удается создавать при явлениях отека, при явлениях анемии мозга и т. д.

Я опять возвращаюсь к взглядам И. М. Сеченова, который, как я говорил, впервые установил факт влияния межуточного мозга на течение спинальных рефлексов. Этот факт, сначала истолкованный Сеченовым как результат влияния спинальных тормозных центров, затем переоцененный им как один из частных случаев интрацентральных взаимоотношений. интрацентральных торможений вышележащими отделами центральной нервной системы отделов нижележащих, в последние годы подвергся у нас пересмотру в связи с теми представлениями об адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы, о которых я вам докладывал в первой половине сегодняшней лекции.

Когда удалось обнаружить, что раздражение периферических ветвей симпатической нервной системы оказывает влияние на условия проведения, на скорость течения рефлексов в спинном мозгу, А. В. Тонких было установлено, что эти влияния могут быть двоякого рода: или они односторонние, касаются только той стороны, на которой раздражается симпатический нерв, или они двухсторонние, касаются обеих половин спинного мозга. Наконец, были единичные случаи, когда на противоположной стороне эффект был яснее выражен, чем на стороне раздражения симпатического нерва. Все это заставило признать, что действие периферических симпатических ветвей осуществляется на общую часть обеих рефлекторных дуг, т. е. на спинной мозг. И действительно, дальнейшие опыты убедили нас в том, что симпатическая нервная система, в частности раздраженная симпатическая нервная система, может вызвать изменение функциональных свойств и спинного мозга, и продолговатого мозга (насколько о них можно судить по дыхательным и сосудистым рефлексам), и самой таламической области.

В. В. Стрельцову удалось получить ускорение развития мышечного окоченения не только при прямом раздражении гипоталамуса кристаллом поваренной соли, но и при раздражении головного, т. е. периферического,

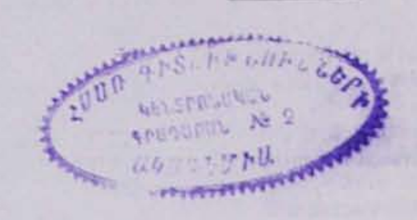
конца симпатической цепочки, влияющего на головной мозг своими центробежными импульсами. Следовательно, было показано, что раздражением шейного симпатикуса можно вызвать активность таламической области. Это явление уже само по себе очень важное, но еще важнее то, что, как оказалось впоследствии, эти влияния гипоталамической области на спинной мозг осуществляются через посредство симпатической нервной системы, потому что перерезка всех rami communicantes на обеих сторонах ведет к полному выключению этого сеченовского торможения со стороны межуточного мозга.

Таким образом, говоря о торможении, о возникновении тормозного процесса в центральной нервной системе, мы можем и должны себе представить случаи, совершенно различные по своей натуре, а вместе с тем имеющие общее внешнее проявление угнетения, торможения, отсутствия эффекта, нарушения передачи возбуждения через какой-нибудь участок. Нужно ли при этом непременно думать, что механизм всегда один и тот же? Оказывается, нет. Мы можем наблюдать развитие тормозного состояния как результат возбуждения, по представлению Н. Е. Введенского — как результат высшей степени возбуждения. Во всяком случае мы наблюдаем переход возбужденного состояния в тормозное состояние без всякого участия других элементов. Мы можем наблюдать такое же развитие тормозного состояния как результат наличия возбужденного очага в одном месте, а возбуждение одного очага может по типу периэлектротона или по типу одновременной индукции вызвать тормозное состояние в других, более или менее отдаленных участках нервной системы. Но мы можем иметь и специальное тормозное влияние, осуществляющееся за счет снижения функциональных свойств через посредство симпатических путей, которые являются регуляторами интимных трофических процессов и связанных с ними функциональных свойств нервов.

Если мы не будем держать в памяти и не будем использовать все эти возможные механизмы, а будем стараться все объяснить каким-то одним механизмом, мы никогда не разберемся в сложнейшей картине нервной деятельности. Только учет всех этих явлений, разыгрывающихся одновременно, сталкивающихся друг с другом и имеющих в основе своей различные механизмы, даст нам возможность произвести точный анализ всего того, что мы наблюдаем в условиях нормальной деятельности человеческого мозга или мозга животных, и, в особенности, в условиях их патологического нарушения. И наблюдения над каждым больным в нервной или психиатрической клинике заставляют нас всякий раз думать о том, как объяснить имеющиеся у него функциональные расстройства, — за счет ли механизма интрацентральных взаимоотношений, за счет ли изменений функциональных свойств, как результат нарушения обмена и кровоснабжения или как результат специальных трофических влияний, исходящих из вегетативных отделов нервной системы. Только путем такого многостороннего анализа можно разобраться во всей сложной картине проявлений деятельности человеческого мозга.



СОДЕРЖАНИЕ



ЛЕОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ
ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ, Т. II

Печатается по постановлению Президиума Академии наук СССР

Редактор Издательства *М. И. Гольданская*
Художник *М. И. Разулевич*
Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Н. З. Петрова, В. А. Пузиков и Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 26/VII 1962 г. Подписано к печати 2/XI 1962 г. РИСО АН СССР № 11—6В. Формат бумаги $70 \times 108_{16}$. Бум. л. 19. Печ. л. 38 = 52.06 усл. печ. л. + 3 вкл. Уч.-изд. л. 52.62 + 3 вкл. (0.29). Изд. № 1586. Тип. зак. № 765. М-37624. Тираж 2800. *Цена 3 р. 90 к.*

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
54	24 снизу	оставленном	остановленном
56	23 »	окончание	окоченение
114	6 сверху	pudicus	pudendus
228	10 снизу	потыке	попытке
260	7 сверху	это эти	что эти
388	14 снизу	через адреналино-	через выработку адреналино-
477	19 сверху	Phano-	Phäno-
553	24 снизу	развития, и	развития, так и

Л. А. Орбели. Избранные труды, т. II